

**Chemisch - ökologische Untersuchungen
an Arten der Krautschicht eines mon-
tanen Hainsimsen - Buchenwaldes
(Luzulo - Fagetum)**

Ergebnisse des Sollingprojektes der DFG (IBP), Mitteilung Nr. 122

INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie (23)
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Wilfried Bennert
aus Leichlingen

Berlin 1973

CHEMISCH-ÖKOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN ARTEN
DER KRAUTSCHICHT EINES MONTANEN
HAINSIMSEN-BUCHENWALDES (LUZULO-FAGETUM)

INAUGURALDISSERTATION

zur
Erlangung des Doktorgrades
des
Fachbereichs BIOLOGIE (23)
der FREIEN UNIVERSITÄT BERLIN

vorgelegt von

WILFRIED BENNERT

aus Leichlingen

Berlin 1973



1. Referent: Professor Dr. Herbert Sukopp
2. Referent: Professor Dr. Ursula Geißler

Tag der Promotion: 3. Oktober 1973

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	7
2. Das Untersuchungsgebiet	11
2.1. Der Solling	11
2.1.1. Lage und Morphologie	11
2.1.2. Geologie und Boden	11
2.1.3. Klima	12
2.1.4. Vegetation	14
2.2. Der Buchenwaldbestand mit der Probefläche B 1	15
2.2.1. Lage und Größe	15
2.2.2. Boden	15
2.2.3. Vegetation	16
3. Methodik	18
3.1. Entnahme der Proben	18
3.1.1. Auswahl der Sammeltermine	18
3.1.2. Auswahl und Umfang der Proben	19
3.2. Aufarbeitung der Proben	20
3.2.1. Trennung in Fraktionen und Reinigen der Proben	20
3.2.2. Konservierung und Aufbewahrung der Proben	21
3.3. Bestimmung der Anteile einzelner Stoffgruppen an Biomasse und Pro- duktion der Krautschicht	23
3.4. Chemische Methoden	24
3.4.1. Bestimmung des Restwasser- und Aschegehaltes	24
3.4.2. Bestimmung des Sandgehaltes	25
3.4.3. Bestimmung stickstoffhaltiger Frak- tionen und des Proteingehaltes	26

	Seite
3.4.4.	Bestimmung des Lipidgehaltes 28
3.4.5.	Analyse von Kohlenhydratfraktionen und einzelnen Kohlenhydraten 29
3.4.5.1.	Auswahl des Analysenganges 29
3.4.5.2.	Gerät zur kontinuierlich fraktionierten Extraktion von Kohlenhydraten 30
3.4.5.3.	Durchführung der Kohlenhydratextraktionen 31
3.4.5.4.	Hydrolyse der Extrakte und papierchromato- graphische Trennung der Kohlenhydrate 34
3.4.5.5.	Qualitative und quantitative Auswertung der Chromatogramme 36
3.4.5.6.	Kritische Anmerkungen zu den angewandten Methoden der Kohlenhydratanalyse 39
3.4.6.	Bestimmung des Ligningehaltes 41
3.4.7.	Zusammenfassende schematische Darstel- lung der analytischen Methoden 42
4.	Ergebnisse 44
4.1.	Die stoffliche Zusammensetzung der einzelnen Arten 44
4.1.1.	Aschegehalt 44
4.1.2.	Stickstoffgehalt 48
4.1.2.1.	Proteinstickstoffgehalt 48
4.1.2.2.	Gehalt an löslichem Stickstoff 54
4.1.2.3.	Gesamtstickstoffgehalt 58
4.1.3.	Proteingehalt 59
4.1.4.	Lipidgehalt 59
4.1.5.	Kohlenhydratgehalt 63
4.1.5.1.	Gehalt an löslichen Kohlenhydraten 63
4.1.5.1.1.	Gehalt an löslichen Mono- und Disacchariden 63
4.1.5.1.2.	Gehalt an löslichen Oligo- und Poly- sacchariden 70
4.1.5.1.3.	Vergleich der beiden löslichen Kohlen- hydratteilfraktionen 72

	Seite
4.1.5.2. Stärkegehalt	73
4.1.5.3. Hemicellulosegehalt	76
4.1.5.4. Cellulosegehalt	80
4.1.5.5. Holocellulosegehalt	84
4.1.6. Ligningehalt	86
4.2. Die stoffliche Zusammensetzung der Krautschicht	89
4.2.1. Biomasse und Stoffproduktion der Krautschicht	89
4.2.2. Aschegehalt der Krautschicht	91
4.2.3. Gehalt der Krautschicht an stickstoffhaltigen Fraktionen	93
4.2.4. Proteingehalt der Krautschicht	95
4.2.5. Lipidgehalt der Krautschicht	96
4.2.6. Kohlenhydratgehalt der Krautschicht	97
4.2.6.1. Gehalt der Krautschicht an löslichen Kohlenhydraten	97
4.2.6.1.1. Mono- und Disaccharidgehalte der Krautschicht	97
4.2.6.1.2. Oligo- und Polysaccharidgehalt der Krautschicht	99
4.2.6.2. Stärkegehalt der Krautschicht	101
4.2.6.3. Hemicellulosegehalt der Krautschicht	102
4.2.6.4. Cellulosegehalt der Krautschicht	105
4.2.7. Ligningehalt der Krautschicht	107
5. Diskussion	109
5.1. Die stoffliche Zusammensetzung der einzelnen Arten	109
5.1.0. Die Unterschiede der stofflichen Zusammensetzung als Ausdruck verschiedener Lebensformen	109
5.1.1. Aschegehalt	111
5.1.1.1. Bodenverhältnisse und Mineralstoffgehalt	111

	Seite
5.1.1.2. Bewertung der Aschegehalte der untersuchten Waldbodenpflanzen	114
5.1.1.3. Aschegehalte der verschiedenen Lebensformen	116
5.1.1.4. Organspezifische und vegetationszeitliche Unterschiede	116
5.1.2. Stickstoffgehalt	118
5.1.2.1. Die Rolle des Stickstoffs im Verhältnis von Pflanze und Standort	118
5.1.2.1.1. Stickstoffmineralisation	118
5.1.2.1.2. Pflanzen als Indikatoren der Bodestickstoffverhältnisse	119
5.1.2.1.3. Kulturversuche und physiologische Untersuchungen	122
5.1.2.1.4. Bewertung der Gesamt-N-Gehalte der untersuchten Waldbodenpflanzen	123
5.1.2.2. Stickstoffgehalt der verschiedenen Lebensformen	126
5.1.2.3. Die vegetationszeitliche Dynamik der Gesamt-N-Gehalte	127
5.1.2.4. Stoffwechsel und vegetationszeitliche Dynamik der Proteine und der niedermolekularen N-Verbindungen	130
5.1.3. Lipidgehalt	135
5.1.3.1. Zusammensetzung und Vorkommen der Lipide	135
5.1.3.2. Organspezifische Unterschiede	136
5.1.3.3. Die vegetationszeitliche Dynamik der Lipidgehalte	140
5.1.4. Kohlenhydratgehalt	142
5.1.4.1. Gehalt an löslichen Kohlenhydraten und Stärke	142
5.1.4.1.1. Zusammensetzung und Vorkommen der löslichen Kohlenhydrate	142
5.1.4.1.2. Vorkommen der Stärke	146
5.1.4.1.3. Gehalt an löslichen Kohlenhydraten und Stärke bei den verschiedenen Lebensformen	147

	Seite
5.1.4.1.4. Die vegetationszeitliche Dynamik der Gehalte an löslichen Kohlenhydraten und Stärke	149
5.1.4.2. Hemicellulosegehalt	154
5.1.4.2.1. Zusammensetzung und Vorkommen der Hemicellulosen	154
5.1.4.2.2. Vergleich von Literaturwerten und eigenen Werten	155
5.1.4.2.3. Die Dynamik der Hemicellulosegehalte	159
5.1.4.3. Cellulosegehalt	161
5.1.4.3.1. Zusammensetzung und Vorkommen der Cellulose	161
5.1.4.3.2. Vergleich von Literaturwerten und eigenen Werten	162
5.1.4.3.3. Die Dynamik der Cellulosegehalte	163
5.1.4.4. Holocellulosegehalt	164
5.1.5. Ligningehalt	165
5.1.5.1. Zusammensetzung und Vorkommen des Lignins	165
5.1.5.2. Vergleich von Literaturwerten und eigenen Werten	165
5.1.5.3. Die Dynamik der Ligningehalte	167
5.1.6. Bilanz der chemischen Analysen	167
5.2. Die stoffliche Zusammensetzung der Krautschicht	170
5.2.1. Biomasse und Stoffproduktion der Krautschicht	170
5.2.2. Asche- und Stickstoffgehalt der Krautschicht	173
5.2.3. Gehalt der Krautschicht an organischen Sub- stanzen	174
5.2.4. Turnover der untersuchten Stoffe in der Kraut- schicht	175
6. Zusammenfassung	178
7. Literaturverzeichnis	182

1. Einleitung

Die moderne ökologische Forschung ist im Begriff, ihren Schwerpunkt von der Autökologie hin zur Synökologie zu verlagern. Bei dieser komplexeren Betrachtungsweise stehen nicht mehr einzelne Arten oder Individuen, sondern Ökosysteme im Mittelpunkt. Für diese aktuelle Forschungsrichtung ist der Begriff "Ökosystemforschung" geprägt worden (ELLENBERG 1972, 1973a, 1973b).

Ein Ökosystem, der Begriff geht zurück auf TANSLEY 1935, umfaßt einen realen, in seinem Umfang nicht näher definierten Ausschnitt aus der Biosphäre mit seinen lebenden und nichtlebenden Bestandteilen (BORNKAMM 1971). Diese biotischen und abiotischen Komponenten eines Ökosystems, in ihrer jeweiligen Gesamtheit auch Biozönose und Biotop genannt, stehen durch Wechselwirkungen miteinander in Beziehung.

In Ökosystemen laufen ständig zahlreiche energetische und stoffliche Prozesse ab, an denen verschiedene Organismengruppen auf drei unterscheidbaren Ernährungsstufen (trophic levels) teilhaben. Nur die pflanzlichen Primärproduzenten sind in der Lage, chemo- oder photosynthetisch aus anorganischen Nährstoffen organische aufzubauen; die Konsumenten und Destruenten sind in ihrer Gesamtheit von den Produzenten abhängig.

Somit ist die Erzeugung von Biomasse durch die pflanzlichen Primärproduzenten von entscheidender Bedeutung für Ökosysteme, entsprechend groß ist das Interesse an ihrer wissenschaftlichen Erforschung.

Zwar gibt es bereits verschiedentlich Versuche, die Primärproduktion global abzuschätzen (vgl. LIETH 1972a, 1972b), es fehlt aber weitgehend noch an genaueren Untersuchungen und zuverlässigem Datenmaterial. Inzwischen ist mit einem großen internationalen Forschungsvorhaben, dem "Internationalen Biologischen Programm" (IBP), der Versuch unternommen worden, unsere Kenntnisse über die Primärproduktion der Pflanzen in verschiedenen Ökosystemen

gezielt zu erweitern und zu vertiefen. Ein Beitrag zu diesem Internationalen Biologischen Programm ist das Sollingprojekt, in dem neben anderen ökologischen Fragen vor allem die Primärproduktion verschiedener Ökosysteme (mehrere Buchen- und Fichtenbestände, Mähwiese und Acker) vergleichend untersucht wird (bzgl. weiterer Einzelheiten siehe ELLENBERG und OVINGTON 1964, ELLENBERG 1967, 1968a, 1968b, 1971a, 1972, 1973b). Ein großer Teil der Untersuchungen konzentriert sich auf das Ökosystem eines Hainsimsen-Buchenwaldes (Luzulo-Fagetum) als eines vergleichsweise naturnahen und für Mitteleuropa charakteristischen Bestandes.

Bisher hat man sich zumeist damit begnügt, Biomasse und Primärproduktion summarisch zu bestimmen. Qualitative Unterschiede wurden dabei völlig vernachlässigt. Es erschien daher angebracht, die pflanzliche Substanz eines Ökosystems auf ihre stofflichen Hauptkomponenten hin zu untersuchen und zu bestimmen, in welchem Maße die einzelnen Stoffgruppen am Aufbau der Biomasse und an der pflanzlichen Produktion beteiligt sind. Von den beiden wichtigsten Strukturkomponenten des untersuchten Buchenwald-Ökosystems, der Baum- und der Krautschicht, wird in der vorliegenden Arbeit nur die Krautschicht behandelt werden. Die Baumschicht, die hinsichtlich ihrer Mineralstoffzusammensetzung bereits von PAVLOV 1972 untersucht worden ist, ist Gegenstand einer Gemeinschaftsuntersuchung im Rahmen des Sollingprojektes.

Zwar wird der größte Teil der Primärproduktion eines solchen Ökosystems von der Baumschicht geleistet, die Krautschicht spielt aber insofern eine bedeutende Rolle, als gerade die in ihr vorkommenden Arten mit großer Empfindlichkeit die standörtlichen Faktoren, insbesondere edaphische, anzuzeigen vermögen. Dagegen läßt die Buche mit ihrer weiten ökologischen Amplitude kaum Rückschlüsse auf Standortseigenschaften zu. Für die Unterscheidung verschiedener Buchenwaldgesellschaften werden daher stets in erster Linie die charakteristischen Krautschichtarten herangezogen.

Die Biomasse und ihre stoffliche Zusammensetzung stellen keine konstanten Größen dar, sondern sind besonders bei Arten der Krautschicht großen vegetationszeitlichen Schwankungen unterworfen. Um die charakteristische Dynamik der Stoffe erfassen zu können, wurden die sieben bedeutendsten Krautschichtarten eines repräsentativen Hainsimsen-Buchenwald-Bestandes während einer Vegetationsperiode monatlich untersucht und dabei die wichtigsten Stoffkomponenten (Asche, Stickstoffverbindungen, Protein, lösliche Kohlenhydrate, Stärke, Hemicellulosen, Cellulose und Lignin) berücksichtigt. Da diese Untersuchungen für die sieben verschiedenen Arten und für die funktionell unterschiedlichen Organe getrennt ausgeführt wurden, ist es nicht nur möglich, die stoffliche Zusammensetzung der Krautschicht und den Anteil der einzelnen Arten und Organe daran anzugeben, vielmehr können auch direkte Vergleiche zwischen den verschiedenen Arten und Organen angestellt und Angaben über die stofflichen Veränderungen einer Art im Laufe der Vegetationsperiode gemacht werden.

Dabei erschien es besonders interessant, im Hinblick auf die verschiedenen untersuchten Stoffgruppen zu prüfen, ob und welche Unterschiede zwischen den Arten auftreten können. Bereits die Untersuchungen von SCHULZE 1972 über den CO_2 -Gaswechsel verschiedener Krautschichtarten des Luzulo-Fagetum ließen solche Unterschiede vermuten, da sich die einzelnen Arten in ihrer Stoffökonomie als sehr unterschiedlich erwiesen. Man kann nach den Untersuchungen von SCHULZE davon ausgehen, daß die verschiedenen Krautschichtarten, die in einem Ökosystem zusammen vorkommen, auf sehr unterschiedliche Art und Weise an die für alle Arten in etwa gleichen Standortbedingungen angepaßt sein können.

Mit der Analyse der stofflichen Zusammensetzung sollte auch versucht werden, einen ersten Einblick in das physiologische Geschehen zu ermöglichen. Bisher gibt es leider nur wenige Beispiele, bei denen die ökologischen Wechselwirkungen zwischen Standort und Pflanze über den mehr beobachtenden und beschreibenden Rah-

men hinaus in physiologischen Dimensionen erklärt werden können. Erwähnenswert sind in diesem Zusammenhang einmal Untersuchungen über die ökologischen Aspekte des Mineralstoffwechsels höherer Pflanzen (vgl. KINZEL 1968, 1969, 1970, 1971, KINZEL und HORAK 1969, LÖTSCH 1969, HORAK und KINZEL 1971, NIERHAUS und KINZEL 1971), die z. T. bereits bis hinab zu Fragen des enzymatischen Geschehens vorgedrungen sind (WOOLHOUSE 1966a, 1966b, LEE and WOOLHOUSE 1969a, 1969b, 1971), und zum anderen Arbeiten über den Ablauf der photosynthetischen Prozesse (vgl. z. B. KINZEL 1971, KLUGE 1971, ZIEGLER 1972), die natürlich mit Fragen der pflanzlichen Produktion aufs engste verknüpft sind.

Im Rahmen dieser Untersuchungen war es nicht möglich, über die Analyse der wichtigsten Substanzen hinauszugehen. Die bei den einzelnen Arten unterschiedlich ablaufenden stofflichen Veränderungen lassen aber erste Ansatzpunkte für weitergehende Untersuchungen erkennen, die dann etwa Fragen der pflanzlichen Produktion und der ökologisch wirksamen Anpassungen klären helfen könnten.

2. Das Untersuchungsgebiet

2.1. Der Solling

2.1.1. Lage und Morphologie

Der Solling, Teil des Weserberglandes zwischen Oberweser und Leine, ist eine walddreiche Mittelgebirgslandschaft von etwa 500 km² Größe. Er wird begrenzt durch die Orte Holzminden, Höxter, Beverungen, Uslar, Hardeggen und Dassel. Zusammen mit dem Bramwald und dem westlich der Weser gelegenen Reinhardswald bildet er ein großflächiges, einheitliches Buntsandsteinmassiv. Mit Ausnahme eines Prallhangs der Weser bei Karlshafen erfolgt der Anstieg zum hochflächenartig ausgebildeten Sollingzentrum sanft. Nur selten ist die Steigung größer als 5°.

Höchste Erhebungen sind die Große Blöße mit 528 m NN, der Große Ahrensberg mit 525 m NN, der Dasseler Mittelberg mit 520 m NN und der Moosberg mit 513 m NN. Höhenlagen zwischen 300 und 450 m NN sind vorherrschend. Eine Gliederung erfährt das Sollingmassiv durch mehrere tektonische Gräben und Erosionstäler, von denen nur die von Meinbrexten an der Weser über Neuhaus bis Merxhausen, also von SW nach NO, verlaufende Grabensenke erwähnt werden soll. (SCHRADER 1957, INSTITUT FÜR LANDESKUNDE 1963, GERLACH et al. 1970)

2.1.2. Geologie und Boden

Das Sollingmassiv besteht aus Gesteinen des Mittleren Buntsandsteines. Darin lagern in abwechselnden, durchschnittlich 300 bis 400 m mächtigen Schichten Sandsteine und Tone. Sie sind neben dem Lößlehm wichtigste Komponenten der Bodenbildung. Auf ersteren haben sich Ranker, Ranker-Braunerden oder flachgründi-

ge Braunerden entwickelt, die gelegentlich podsoliert sein können. Besonders in Hochlagen findet man über Tonschichten auch Stau-nässeböden vor, die, je nach jährlicher Einwirkungsdauer der Nässe, als Pseudogley oder Stagnogley bezeichnet werden. Dort, wo Lößlehm die Sandstein-Fließerden bedeckte oder bei der Bodenbildung reichlich vorhanden war, konnten Parabraunerden entstehen. (GERLACH et al. 1970, SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL 1970)

2.1.3. Klima

Das Klima des Solling entspricht mit seinem montan-subatlantischen Charakter dem der anderen nordwestdeutschen Mittelgebirge, zeichnet sich aber durch einen größeren Niederschlagsreichtum aus. In einem steilen Gradienten steigen die mittleren jährlichen Niederschlagsmengen von unter 800 mm im Wesertal auf über 1000 mm im Hochsolling an, um am östlichen Sollingrand wieder auf Werte unter 800 mm abzusinken. Dies verdeutlichen die Jahresmittel der Niederschläge folgender Stationen (Tabelle 1):

Beverungen	98 m NN	728 mm
Winnefeld	276 m NN	831 mm
Neuhaus im Solling	355 m NN	1050 mm
Dassel	167 m NN	753 mm

Tabelle 1: Mittlere jährliche Niederschlagssummen (mm) der Jahre 1891 - 1930 von vier Stationen im Solling (REICHSAMT FÜR WETTERDIENST 1939, p. 332 u. 328).

Die Niederschlagsverteilung im Jahreslauf für die Station Neuhaus im Solling (355 m NN) gibt Tabelle 2 wieder.

Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
100	74	74	73	77	87	114	107	78	86	78	102

Tabelle 2: Mittlere monatliche Niederschlagssummen (mm) der Jahre 1891 - 1930 für die Station Neuhaus im Solling,

355 m NN (REICHSAMT FÜR WETTERDIENST 1939,
p. 328).

Die Niederschlagsverteilung zeigt deutlich zwei Maxima, eines in den Sommermonaten Juli und August, ein zweites im Winter in den Monaten Dezember und Januar. Ausgesprochen niederschlagsarm sind dagegen die Monate Februar, März und April. Durchschnittlich fällt an fast 200 Tagen des Jahres Niederschlag (mindestens 0,1 mm), davon an 40 - 50 Tagen als Schnee. Nebel können während des ganzen Jahres an durchschnittlich mehr als 50 Tagen auftreten.

Zusammen mit dem Harz gehört der Solling mit einer mittleren jährlichen Lufttemperatur von etwa $6,5^{\circ}\text{C}$ zu den kältesten Mittelgebirgen Niedersachsens. Der Temperaturgradient zum nahen Wesertal beträgt immerhin etwa 2°C . Die gleichen Differenzen zeigen die durchschnittlichen Januar-Temperaturen ($+ 0,5^{\circ}\text{C}$ bzw. $- 1,5^{\circ}\text{C}$) und die durchschnittlichen Juli-Temperaturen ($16,5^{\circ}\text{C}$ im Wesertal bzw. $14,5^{\circ}\text{C}$ auf den Sollinghöhen). Die mittlere Zahl der Eistage (Höchstwert der Temperatur in 2 m Höhe unter 0°C) beläuft sich auf den höchsten Sollingflächen auf über 40, die der Frosttage (Tiefstwert der Temperatur in 2 m Höhe unter 0°C) auf über 120. Entsprechend gibt es nur weniger als 10 Sommertage (Höchstwert der Temperatur mindestens 25°C). Fröste (in 2 m Höhe) treten durchschnittlich bereits in der ersten Oktoberhälfte auf und sind durchschnittlich bis in die erste Maihälfte hinein zu erwarten. Insgesamt sind im Mittel nur etwa 150 Tage im Jahr frostfrei. (DEUTSCHER WETTERDIENST 1964, GERLACH et al. 1970)

2.1.4. Vegetation

Im Rahmen des Sollingprojektes sind Wald- und Forstgesellschaften, Ackerunkraut- sowie Grünlandgesellschaften eingehend untersucht (GERLACH 1970, MEISEL 1970, SPEIDEL 1970) und eine Karte der potentiellen natürlichen Vegetation erstellt worden (KRAUSE und TRAUTMANN 1970). Die folgende Darstellung kann sich daher auf einige wesentliche Angaben beschränken.

Nach SCHRADER 1957 nimmt die mit Wald bestandene Fläche ca. 80% des Solling ein. Wiesen, mit einem Flächenanteil von 5,5%, breiten sich besonders in Tälern aus, während große Ackerflächen nur in der Nähe einiger Siedlungen in den Randgebieten und auf Rodungsinseln (Silberborn, seltener Neuhaus) zu finden sind.

Obwohl die Holzartenverteilung sich nach GERLACH 1970 in den letzten 100 Jahren sehr zugunsten der Fichte verändert hat, nahm die Buche noch 1960 mit 48% der Holzbodenfläche vor der Fichte mit 38% und der Eiche mit 10% den ersten Platz ein. Im Bereich des Hochsolling allerdings, wo der Anteil der Fichte an der Holzbodenfläche mehr als 50% beträgt, hat die Buche bereits ihre dominierende Stellung verloren.

Die vorherrschende Laubwaldgesellschaft ist der Hainsimsen-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), der vom Sollingfuß bis in die Hochlagen verbreitet ist. Er stellt auf 3/4 aller Standorte die potentielle natürliche Vegetation dar. An natürlichen oder naturnahen Pflanzengesellschaften kommen außerdem auf Unterem Muschelkalk, der in Einbruchstälern ansteht, der Perlgras-Buchenwald (Melicco-Fagetum), auf vernässten Standorten, je nach Dominanz von Moorbirke oder Buche, der Birkenbruchwald (Betuletum pubescentis) oder der Buchen-Birkenwald vor. Zu erwähnen sind schließlich noch Eichen-Hainbuchenwälder und Erlenwälder auf Sonderstandorten im Bereich der Fließgewässer.

2.2. Der Buchenwaldbestand mit der Probefläche B 1

2.2.1. Lage und Größe

Alle für das Sollingprojekt ausgewählten Probeflächen (Buchenwald, Fichtenforst, Acker und Wiese) liegen im Hochsolling bei Silberborn, etwa 55 km nw von Göttingen. Zur Untersuchung der Buchenwälder dienen drei, dem Alter nach unterschiedliche Bestände mit den Probeflächen B 1, B 3 und B 4. Der älteste, 120-jährige Bestand mit der Fläche B 1, auf den sich die vorliegenden Untersuchungen beziehen, liegt in Abteilung 51 des Forstamtes Neuhaus und umfaßt eine Fläche von ca. 20 ha. Die Exposition dieses Bestandes ist etwa horizontal oder nur schwach, maximal 2° nach Süden geneigt. Die Probefläche B 1 selbst, in deren unmittelbarer Nähe die 500 m Höhenlinie verläuft, ist eine eingezäunte, ebene, $100 \times 100 \text{ m}^2$ umfassende Fläche, die durch nummerierte Pflöcke in 25 m^2 große Teilflächen gegliedert ist. Für eigene Untersuchungen auf der Probefläche B 1 standen 12 solcher Teilflächen zur Verfügung.
(ELLENBERG 1967, 1971b)

2.2.2. Boden

Ausgangsgestein der Bodenbildung ist eine Lößfließerde (40 - 60 cm mächtig) über einer paraautochthonen Fließerde aus Buntsandsteinverwitterungsmaterial über Mittlerem Buntsandstein (ab 100 - 150 cm Tiefe anstehend). Der Boden selbst läßt sich nach ULRICH et al. 1971 als schwach podsolierte saure Braunerde (p_{H} -Wert in den obersten 20 cm zwischen 3 und 4, in tieferen Schichten um 4) charakterisieren. Die Humusform ist Moder. Eine detaillierte Profilbeschreibung geben BENECKE und MAYER 1971.

2.2.3. Vegetation ⁺

23 - 26 m hohe Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) mit einem relativ dicht schließenden Kronendach bilden die Baumschicht des untersuchten Bestandes. Eine Strauchschicht fehlt völlig; Kraut- und Moosschicht sind, außer auf Lichtungen, nur sehr spärlich entwickelt und ausgesprochen artenarm.

Während anscheinend das schlechte Gedeihen der Krautschicht vor allem eine Frage des zu geringen Lichtgenusses ist, kann man annehmen, daß bei der völligen Unterdrückung der Strauchschicht der Verbiß durch Wild noch eine zusätzliche Rolle spielt.

Pflanzensoziologisch läßt sich der Bestand dem montanen Hainsimsen-Buchenwald, Luzulo-Fagetum (Du Rietz) Markgraf 1932 em. Meusel 1937 zuordnen. Bedeutsame Arten der Krautschicht sind *Fagus sylvatica* (Keimlinge und Jungpflanzen) als Verbandscharakterart des Fagion sylvaticae, *Luzula albida* als Charakterart und *Carex pilulifera* als Differentialart der Assoziation. Die Moose *Polytrichum formosum*, *Dicranella heteromalla* und *Mnium hornum* sind auch als solche Trennarten zu werten. *Polygonatum verticillatum* tritt wie *Luzula albida* nur in montanen Lagen auf.

Von den vier Subassoziationen des Luzulo-Fagetum, die GERLACH 1970 unterscheidet, gibt es auf der Probefläche B 1 und ihrer Umgebung nur den typischen Hainsimsen-Buchenwald, Luzulo-Fagetum typicum. An wenigen Stellen sind mit dem Auftreten von *Gymnocarpium dryopteris*, selten auch von *Athyrium filix-femina* und *Milium effusum*, Anklänge an die Eichenfarn-Variante des Frauenfarn-Hainsimsen-Buchenwaldes (Luzulo-Fagetum athyrietosum) zu finden. Von den drei unterschiedenen Varianten des Luzulo-Fage-

⁺ Nomenklatur der Gefäßpflanzen nach SCHMEIL-FITSCHEN 1968, die der Moose nach GAMS 1957.

tum typicum ist großflächig vor allem die *Oxalis*-Variante ausgebildet, während die *Deschampsia*-reiche und die typische Variante seltener vorkommen und auf Randgebiete beschränkt sind.

Insgesamt zeichnen gerade die Waldbodenpflanzen der Kraut- und Moosschicht ein treffendes Bild der ökologischen Verhältnisse des Standortes. ELLENBERG 1963 rechnet die meisten der erwähnten Waldbodenpflanzen zu der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe, die mit einer großen Feuchtigkeitsamplitude ihr Schwergewicht auf sauren Böden besitzt. Hierher gehören: *Deschampsia flexuosa*, *Carex pilulifera*, *Luzula albida*, *Dicranella heteromalla* und *Polytrichum formosum*. Einige, zur *Dryopteris*-Gruppe zählende Farnarten, wie *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata* und *Gymnocarpium dryopteris*, die ebenfalls mehr oder weniger saure Böden bevorzugen, zeigen höhere Luftfeuchtigkeit an. *Juncus effusus*, der zur *Vaccinium uliginosum*-Gruppe hinneigt, besiedelt saure, nasse Böden. Dagegen sind *Oxalis acetosella* und *Sorbus aucuparia* mit größer ökologischer Amplitude ohne besonderen Zeigerwert.

3. Methodik

3.1. Entnahme der Proben

3.1.1. Auswahl der Sammeltermine

Um die vegetationszeitliche Dynamik der stofflichen Zusammensetzung überhaupt erfassen zu können, ist eine zeitlich gleichmäßige Abfolge von Probenahmen während der gesamten Vegetationsperiode Voraussetzung. Dem Bemühen, die ablaufenden Veränderungen durch eine möglichst kurze Aufeinanderfolge der Sammeltermine kontinuierlich verfolgen zu können, standen technische und arbeitsökonomische Schwierigkeiten entgegen. Aufarbeitung und Transport des Pflanzenmaterials waren bei der großen Entfernung der Probefläche umständlich und zeitaufwendig. Hinzu kommt, daß das umfangreiche chemisch-analytische Programm nur eine beschränkte Anzahl von Proben zur Bearbeitung zuließ. Deshalb wurden die Proben in monatlichen Abständen gesammelt, wobei die Monate Mai und November als zeitliche Grenzen der Vegetationsperiode mit in die Untersuchung einbezogen wurden. Im Mai konnten allerdings nur wintergrüne Arten geerntet werden.

Die Probenahmen erfolgten jeweils an Tagen im ersten Monatsdrittel. Dabei konnte keine Rücksicht auf die gerade herrschende oder vorausgegangene Witterung genommen werden. Ebenso wenig war es möglich, jeweils zu gleichen Tageszeiten zu ernten. Daher sind witterungs- oder tageszeitlich bedingte Einflüsse auf die stoffliche Zusammensetzung, vor allem auf den Spiegel der löslichen Kohlenhydrate und den Stärkegehalt (vgl. FISCHER 1958a, HOLT and HILST 1969, CHONG and TAPER 1971) nicht auszuschließen.

Die genauen Daten der Probenahmen während der Vegetationsperiode 1970 lauten: 4. -5. Mai, 8. -10. Juni, 8. -10. Juli, 3. -5. August, 2. -4. September, 1. -3. Oktober und 5. -7. November.

3 1 2 Auswahl und Umfang der Proben

Von den ursprünglich gesammelten 13 verschiedenen Krautschichtarten¹ (Keimlinge und Jungpflanzen von *Fagus sylvatica* wurden getrennt gesammelt) konnten im Rahmen dieser Arbeit nur die 7 wichtigsten Arten, gemessen an ihrem Anteil an der Gesamtbiomasse, untersucht werden: *Deschampsia flexuosa*, *Fagus sylvatica* (Keimlinge), *Luzula albida*, *Oxalis acetosella*, *Polygonatum verticillatum*, *Polytrichum formosum* und *Sorbus aucuparia*. Die übrigen Arten (*Carex pilulifera*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, *Fagus sylvatica* (Jungpflanzen), *Gymnocarpium dryopteris*, *Juncus effusus* und *Vaccinium myrtillus*) sollen jedoch bei Fortsetzung der Untersuchungen ebenfalls bearbeitet werden.

Die uns zugewiesene, 300 m² umfassende Probefläche auf der Fläche B 1 (siehe Abschnitt 2.2.1.) kam für das Ernten von Pflanzenproben wegen der viel zu geringen Größe nicht in Frage. Die Proben wurden daher in dem sich nördlich an die Probefläche anschließenden Bereich des von GERLACH 1970 als *Luzulo-Fagetum typicum*, *Oxalis*-Variante kartierten Bestandes gesammelt. Grenzbe-
reiche in der Nähe von Fichtenforsten wurden ausgeschlossen. Der Probenumfang einer Art wurde entsprechend der Größe und Verteilung ihrer Gesamtpopulation so gewählt, daß eine möglichst repräsentative Durchschnittsprobe erhalten wurde. Außerdem wurden die einzelnen Entnahmestellen über die ganze Sammelfläche verstreut. Pflanzen an erkennbar ökologisch abweichenden Standorten (z. B. Lichtungen, stark vernäßte Stellen) oder solche mit Abweichungen vom mittleren phänologischen Zustand blieben unberücksichtigt.

Die eigentlich zur Moosschicht zählende Art *Polytrichum formosum* wird im folgenden der Einfachheit halber mit zur Krautschicht gerechnet.

3.2. · Aufarbeitung der Proben

3.2.1. Trennung in Fraktionen und Reinigen der Proben

Zur Vermeidung von chemischen Veränderungen nach der Ernte wurden nur Proben von zwei, höchstens drei Arten gleichzeitig gesammelt und diese dann möglichst rasch im nahegelegenen Labor Torfhaus bei Silberborn aufgearbeitet. Die Pflanzen wurden zunächst, den funktionellen Unterschieden entsprechend, in Proben aus unter- und oberirdischen Teilen zerlegt. Bei *Polytrichum formosum* erschien eine Trennung in grüne und nichtgrüne Teile, bei *Fagus*- und *Sorbus*-Pflanzen in Wurzeln, Sproßachsen, Blätter und, soweit vorhanden, Keimblätter sinnvoller. Im Juni wurden die jungen Buchenkeimlinge in Wurzeln, Hypokotyl, Keimblätter und Epikotyl zerlegt. Bei einigen Arten wurde die Anzahl der gesammelten Sprosse bestimmt (vgl. Abschnitt 3.3.).

Nach Entfernen von abgestorbenen Pflanzenresten und größeren Bodenpartikeln wurden die Proben mit Leitungswasser gereinigt. Besonders gründlich mußten die unterirdischen Teile gewaschen werden.

Anzumerken ist, daß der mit einem längeren Waschvorgang verbundene Auslaugungsprozeß zu Verlusten bestimmter Stoffe führen kann. In jüngster Zeit mehren sich nämlich Befunde dafür, daß dieser Prozeß (leaching) durch Niederschläge am Standort nicht nur bei abgestorbenen, sondern auch bei lebenden Pflanzengeweben eine Rolle spielt. Praktisch alle Pflanzenteile und eine große Anzahl anorganischer und organischer Substanzen (Mineralstoffe, Kohlenhydrate, Aminosäuren, organische Säuren, Phytohormone) können davon, wenn auch in unterschiedlichem Maße, betroffen sein. Das Ausmaß des Stoffverlustes ist von Art zu Art unterschiedlich und von bestimmten Faktoren, wie Einwirkungsdauer sowie Alter und Zustand der betreffenden Organe abhängig (vgl. dazu MASON 1953, STENLID 1958, MORGAN and TUKEY 1964, TUKEY and MECKLENBURG 1964, TUKEY 1970).

Bei den im Solling gesammelten Pflanzen kann jedoch davon ausgegangen werden, daß die Auslaugungsverluste während des kurzen Waschvorgangs im Vergleich zu denen durch Niederschläge am Standort gering sind (die Proben mußten häufig bei oder nach z. T. länger anhaltendem Regen gesammelt werden).

3.2.2. Konservierung und Aufbewahrung der Proben

Obwohl nur bei der Analyse frischen Pflanzenmaterials mit Sicherheit die bei einer Konservierung möglicherweise auftretenden Veränderungen verhindert werden können, mußte aus arbeitstechnischen Gründen auf dieses optimale Verfahren verzichtet werden. Für die Zuverlässigkeit der Analysenergebnisse wird damit neben der Genauigkeit der Analysenmethode selbst die Art der Konservierung zum wesentlichen Faktor.

Beim Trocknen und Aufbewahren von Pflanzenproben können tiefgreifende Veränderungen der chemischen Zusammensetzung stattfinden. Bei der vor allem früher weit verbreiteten Methode der Hitzetrocknung besteht eine solche Gefahr in besonderem Maße. So berichten etwa IWANOFF und LISCHKEWITSCH 1929, ROSCHACH 1957 und ULONSKA et al. 1965 von Stickstoffverlusten beim Trocknen unter Hitzeeinwirkung. Nach ROSCHACH 1957 können diese bei 105°C bereits nach 4 Stunden 4,8% des Gesamtstickstoffs ausmachen. LINK und SCHULZ 1924 beobachteten eine anteilmäßige Verringerung der löslichen N-Fraktion am Gesamt-N-Gehalt.

Auch für Lipide gibt es Angaben über hitzebedingte Veränderungen. GAUSMAN et al. 1952 berichten über Zunahmen des Ölgehaltes von Maiskörnern bei höheren Trocknungstemperaturen. Nach BEISS 1963 dagegen führen hohe Temperaturen zu Verlusten an extrahierbaren Lipiden; bestimmte Lipidkomplexe (Phospholipide) werden zerstört (WINTERSTEIN 1932, MEARA 1955). Selbst niedrige Temperaturen von 28°C oder gar 4°C führen bei längerer Lagerung in offenen Flaschen zu 10 - 15%igen Verlusten an extrahierbaren Li-

piden (BUCHANAN 1969).

Auch Kohlenhydrate sind gegenüber höheren Temperaturen empfindlich. Bei Di- und Oligosacchariden treten bereits nach 10-minütiger Trocknung bei 105°C starke Hydrolyseerscheinungen auf. Monosaccharide werden teilweise zerstört (ZEMLYANUKHIN et al. 1970, vgl. auch SMITH 1969). Der Stärkegehalt kann durch Hitzeeinwirkung erheblich verringert werden (GAUSMAN et al. 1952). Auch Hemicellulosen von Hölzern erleiden zumindest strukturelle Veränderungen (O'DWYER 1931).

HEHL 1971 gibt an, daß eine Trocknung bei 60°C und Aufbewahren des Materials in Plastikflaschen keine Veränderungen oder Verluste bei einzelnen Kohlenhydratfraktionen und Kohlenhydraten bewirkt. Doch ist zu bezweifeln, ob tatsächlich eine optimale Konservierung des Materials erreicht wurde. HEHL selbst verweist auf verschiedene Autoren (SCHEFFER et al. 1959, NOWAKOWSKI 1962, MÜLLER 1963, HOLT and HILST 1969, MEYER and SPLITTSTOESSER 1969), die auch bei Kohlenhydratanalysen die Gefriertrocknung als schonendste und einzig zuverlässige Konservierungsmethode angewandt haben.

Selbst wenn eine vorsichtige Hitzetrocknung die Ergebnisse der Kohlenhydratanalysen nicht beeinflussen sollte, war es in Anbetracht der anderen im Rahmen dieser Arbeit zu untersuchenden Stoffgruppen unbedingt notwendig, das Material gefrierzutrocknen und möglichst dauerhaft zu konservieren.

Die von HEHL angeführten Schwierigkeiten bei der Aufarbeitung zahlreicher, gleichzeitig anfallender Proben mit Hilfe der Gefriertrocknung konnte dadurch umgangen werden, daß das Material sofort nach dem Waschen in einer Tiefkühltruhe bei ca. -23°C eingefroren wurde. Die Proben gelangten dann in handelsüblichen Camping-Kühltaschen in gefrorenem Zustand nach Berlin und wurden bis zur Weiterverarbeitung in einer Tiefkühltruhe bei -23°C aufbewahrt. Die anfangs nur beschränkte Kapazität der vorhandenen Gefriertrocknungsanlage (Leybold-Heraeus GT 2) konnte durch Verwendung einer höheren Plexiglashaube und durch Anordnen der Pro-

ben auf mehreren, übereinanderliegenden Stellflächen auf 8 Proben pro Trocknungsvorgang erhöht werden.

Nach Beendigung des Trocknungsprozesses und Ermittlung des Trockengewichtes wurden die Proben in einer Labor-Scheibenschwingmühle der Fa. Siebtechnik (Mühlheim, Ruhr) gemahlen. Da der Mahlvorgang je nach Probenmaterial nur eine bis wenige Minuten dauerte, war eine Erhitzung des zuletzt homogen feinen Mahlgutes ausgeschlossen. Die verwendeten Mahlgefäße haben den Vorteil, daß sie einfach und gründlich mit Wasser zu reinigen sind. Die Aufbewahrung des Materials erfolgte in kleinen Plastikdosen mit durchbohrten Deckeln, von denen jeweils 4 in einer Vakuumdose (Sia-Handelsgesellschaft, Braunschweig) untergebracht werden konnten. Diese Dosen wurden mit Hilfe der Gefriertrockenanlage bei gleichzeitiger Nachtrocknung der Proben evakuiert, mit einem Spannring verschlossen und bei Kühlschranktemperatur aufbewahrt.

3.3. Bestimmung der Anteile einzelner Stoffgruppen an Biomasse und Produktion der Krautschicht

Die auf das Trockengewicht bezogenen relativen Werte der einzelnen Stoffgruppen ermöglichen eine Charakterisierung der während der Vegetationsperiode ablaufenden physiologischen Veränderungen der einzelnen Arten. Dagegen sagen diese Werte nichts aus über die Anteile einzelner Stoffklassen an der gesamten Krautschicht-Biomasse und ebenso wenig über ihre Beteiligung an der jährlichen Substanzproduktion. Erst durch Kombination von relativen Analysenwerten und flächenbezogenen Biomasse- und Produktionswerten wird dies möglich.

Biomasse- und Produktionsbestimmungen sind nach der direkten Erntemethode (harvest method, vgl. dazu LIETH 1962, NEWBOULD 1967, MILNER and HUGHES 1968) im Rahmen des Sollingprojektes von EBER (1971 und unveröffentlichte Ergebnisse) an 5 Kraut-

schnittarten (*Deschampsia flexuosa*, *Fagus sylvatica*, *Luzula al-bida*, *Oxalis acetosella* und *Polytrichum formosum*) für verschiedene Vegetationsperioden durchgeführt worden. Auch für die Vegetationsperiode 1970 liegen Werte vor. Diese konnten bei der Berechnung flächenbezogener Substanzwerte zugrunde gelegt werden. Eigene, ergänzende Untersuchungen lieferten Biomassewerte für die fehlenden (auch für die in dieser Arbeit noch nicht chemisch untersuchten) Pflanzenarten. Die monatlichen Einzelsproßgewichte ergaben sich bereits aus Sproßzahl und Trockengewicht der für die chemischen Analysen gesammelten Proben. Im August und September 1970 wurden die Individuenzahlen von 8 Arten (einschließlich *Polygonatum verticillatum* und *Sorbus aucuparia*) auf der gesamten eingezäunten Probefläche bestimmt. Aus diesen ließen sich in Verbindung mit den Einzelsproßgewichten die Biomassewerte dieser Arten berechnen.

3.4. Chemische Methoden

3.4.1. Bestimmung des Restwasser- und Aschegehaltes

Gefriergetrocknetes Pflanzenmaterial ist in der Regel nicht völlig wasserfrei. NOWAKOWSKI 1962 gibt mit 6% Wasser in der gefriergetrockneten Pflanzensubstanz sogar einen relativ hohen Gehalt an. Daher erschien es notwendig, an allen Proben eine Bestimmung des Restwassergehaltes durchzuführen.

Etwa 300 mg Trockensubstanz wurden in einem Porzellantiegel 20 bis 24 h lang bei 105°C getrocknet. Der dabei auftretende Gewichtsverlust, der meist in einer Größenordnung von 2 bis 4% lag, wurde als Restwassergehalt bezeichnet. Alle Analysenwerte wurden auf entsprechend korrigierte wasserfreie Einwaagen bezogen.

Nach Bestimmung des Restwassergehaltes konnten die gleichen Einwaagen zur Aschebestimmung weiterverwendet und bei 500°C im

Muffelofen bis zur Gewichtskonstanz verascht werden. Zwei Parallelen waren für diese Bestimmungen völlig ausreichend, da die Werte paralleler Einwaagen nur geringfügig, meist weniger als 1%, voneinander abwichen.

3.4.2. Bestimmung des Sandgehaltes

Zur Überprüfung der Pflanzenproben auf mögliche Sand- und Tonverunreinigungen wurde der Aschegehalt herangezogen. Dabei konnten verunreinigte Proben an überhöhten Rohaschegehalten und an größeren, unregelmäßigen monatlichen Schwankungen der Werte erkannt werden. Nur bei Proben nichtgrüner Teile von Polytrichum wurden Verunreinigungen festgestellt. Bei dieser Art war es offenbar nicht gelungen, alle feinsten Bodenpartikel aus dem dichten Filz der Rhizoiden zu entfernen.

Zur quantitativen Bestimmung dieser Verunreinigungen wurde zunächst die von MALKOMESIUS 1951 beschriebene Chloroformprobe angewandt, bei der organisches und anorganisches Material aufgrund der unterschiedlichen Dichte getrennt werden. Da diese Methode aber keine brauchbaren Ergebnisse lieferte, wurde ein anderes Verfahren entwickelt, das auf dem Prinzip der nassen Veraschung des organischen Materials beruht.

2 - 3 g Trockensubstanz wurden in 750 ml Kjeldahl-Kolben eingewogen, mit 30 ml 98%iger Schwefelsäure versetzt und so lange unter Hitzeeinwirkung verascht, bis die Lösung klar wurde. Nach Verdünnen der Säure wurden der unlösliche Bodensatz und die an den Wandungen anhaftenden Partikel quantitativ auf ein Filterpapier gebracht und in einem Filtertiegel bei 500°C ausgeglüht. Um Karbonate, Kohlenstoffreste und andere in Schwefelsäure unlösliche Verbindungen zu entfernen, wurden anschließend etwa 40 ml Königswasser zugesetzt und danach mit destilliertem Wasser mehrfach nachgewaschen. Der bei 500°C bis zur Gewichtskonstanz ausgeglühte Rückstand wurde als Sand bzw. Ton angesehen. Alle Einwaagen

von verunreinigten Polytrichum-Proben wurden entsprechend korrigiert.

3.4.3 Bestimmung stickstoffhaltiger Fraktionen und des Proteingehaltes

Organisch gebundener Stickstoff kommt in Pflanzen hauptsächlich in makromolekularen Proteinen und niedermolekularen Verbindungen wie Aminosäuren und Amiden vor. Diese funktionell verschiedenen N-haltigen Fraktionen kann man u. a. mit Hilfe der Trichlor-essigsäure-Methode nach GREENWALD 1915 (zitiert nach HILLER and VAN SLYKE 1922) trennen, wobei Proteine ausgefällt werden und niedermolekulare N-Verbindungen in Lösung gehen. Der Stickstoffgehalt beider Fraktionen kann dann getrennt nach der Kjeldahl-Methode bestimmt werden.

Nicht erfaßt werden bei der Kjeldahl-Methode Nitro-, Nitroso- und Azoverbindungen (SERIO und FIANDACA 1932, ROSCHACH 1957) sowie anorganisches Nitrat. Für zusammenfassende Darstellungen, Arbeitsvorschriften und gebräuchliche Modifikationen der Kjeldahl-Methode siehe KÜRSCHNER 1924, LIEB 1931, KEYSSNER und TAUBÖCK 1933, TÄUFEL 1935, MILBAUER 1937/38, VICKERY 1945 46, PIPER 1950, HUMPHRIES 1956, SWANSON 1957, BRADSTREET 1965, STEUBING 1965, MÜLLER und FIEDLER 1969.

Der TES-unlösliche Rückstand enthält nur Proteine als N-haltige Verbindungen (der sehr niedrige N-Gehalt der auch im Rückstand verbleibenden Nukleinsäuren kann vernachlässigt werden). Nimmt man an, daß Pflanzenproteine einen durchschnittlichen N-Gehalt von 16% haben, ist es möglich, aus dem N-Gehalt des Rückstandes auf den Proteingehalt zu schließen. Der Umrechnungsfaktor beträgt 6,25 (PIRIE 1955).

Bei Analysen von landwirtschaftlichen Produkten findet man auch heute noch Angaben über den sogenannten Rohproteingehalt, der aus dem Ges.-N-Gehalt durch Multiplikation mit 6,25 errechnet

wurde. Diese Angaben sind nicht nur überflüssig, sondern geradezu irreführend, da der Anteil des Nichtproteinstickstoffs am Gesamt-N bis zu 50% und mehr ausmachen kann.

Die Kjeldahl-Methode wurde im einzelnen als Mikroanalyse wie folgt durchgeführt (BENNERT 1970):

Etwa 100 mg Trockensubstanz wurden in Zentrifugenröhrchen eingewogen und zweimal jeweils ungefähr 2 h lang bei Zimmertemperatur mit 6,5 ml 3,5%iger TES extrahiert. Nach jeder Extraktion wurde 20 min lang zentrifugiert (6000 U/min), die Überstände in einem 100 ml Kjeldahl-Kolben vereinigt und der Rückstand quantitativ in einen zweiten Kolben überführt. Zur Veraschung wurden 1 ml konz. H_2SO_4 (zur N-Bestimmung) und eine Spatelspitze Seilenreaktionsgemisch (zur Schnellstickstoffbestimmung nach WIEINGER 1936) zugegeben, die Proben auf Heizplatten (Programm Gerhardt) eingedampft und anschließend bei starker Hitze aufgeschlossen. Etwa 30 min nach Klarwerden der Lösung war die Veraschung beendet. Nach Erkalten wurden 50 ml dest. Wasser und 5 ml konz. NaOH zugegeben und das in der veraschten Probe vorliegende Ammoniak an einer Destillierapparatur (Programm Gerhardt) mit Wasserdampf in eine Vorlage von 5 ml 2%iger Borsäure überdestilliert (Ammoniakbestimmung nach WINKLER 1913, 1914, vgl. auch SCALES and HARRISON 1920). Nach Zusatz von einigen Tropfen Mischindikator (für Ammoniaktitration, pH 4,4 - 5,8) wurde mit n 200 Schwefelsäure bis zur Farblosigkeit titriert. Bei jeder Serie wurden mehrere Chemikalien-Blindwerte ermittelt und zur Kontrolle N-Bestimmungen an einer Lösung mit bekanntem Valingehalt durchgeführt.

Die Berechnung des in der Analysenprobe enthaltenen Stickstoffs erfolgte nach der Formel:

$$N \text{ (mg)} = (T_1 - T_0) \cdot n \cdot 14 = (T_1 - T_0) \cdot 0,07$$

T_1 = Säureverbrauch einer Analysenprobe in ml

T_0 = Säureverbrauch der Blindprobe in ml

n = Normalität der Schwefelsäure = 1/200

Die Analysenmethode ist sehr genau und lieferte gute Übereinstimmungen zwischen den zwei Parallelwerten (Fehler meist geringer als 2%).

Die Summe von TES-löslichem N und -unlöslichem (- Protein-) N wurde als Gesamt-N-Gehalt bezeichnet. Der Proteingehalt wurde aus dem Gehalt an TES-unlöslichem N durch Multiplikation mit 6,25 errechnet.

3.4.4. Bestimmung des Lipidgehaltes

Zur Lipidbestimmung werden hauptsächlich Extraktionen mit organischen Lösungsmitteln, wie Äther, Methanol oder Chloroform angewandt. Dabei können Menge und Zusammensetzung des Lipidextraktes je nach Extraktionsmittel und Extraktionsbedingungen sehr unterschiedlich sein. BERRY extrahierte trockene Haferkörner 15 h lang mit verschiedenen Lösungsmitteln und erhielt folgende relativen, in Tabelle 3 zusammengestellten Werte:

Petroläther	97,07
Äther	100,00
Tetrachlorkohlenstoff	104,24
Chloroform	109,78
Aceton	112,71
Benzol	113,15
Alkohol (abs.)	127,93

Tabelle 3: Abhängigkeit der Extraktmenge vom verwendeten Lösungsmittel (Äther = 100)
(BERRY 1910, zitiert nach SANDO 1928).

Die bei landwirtschaftlichen - und Lebensmitteluntersuchungen gebräuchliche Ätherextraktion im Soxhlet-Apparat (vgl. KLEINMANN 1931, BÖMER 1935) ist unbefriedigend, weil längere Extraktionszeiten und höhere Temperaturen in Kauf genommen werden müssen. Vor allem aber sind Phosphatide und ein großer Teil der komplex an Proteine (Zellmembranen) oder Kohlenhydrate ge-

bundenen Lipide nur durch stärker polare Lösungsmittel erschöpfend extrahierbar (WINTERSTEIN 1942, MATARA 1955, BEISS 1963).

Daher wurde eine kombinierte Methanol-Äther-Extraktionsmethode unter Benutzung von Glasfritten angewendet (RADUNZ 1964, 1966, KOENIG 1969). Diese Methode hat gegenüber der Soxhlet-Extraktion den Vorteil eines geringeren zeitlichen und apparativen Aufwandes und ermöglicht dadurch Serienanalysen.

Etwa 500 mg Trockensubstanz wurden in Glasfritten (G 3 oder G 4) nacheinander mit 200 ml absolutem Methanol und 100 ml Diäthyläther (über Natrium getrocknet) unter gelegentlichem Rühren extrahiert. Die vereinigten Extrakte wurden am Rotationsverdampfer bei einer maximalen Badtemperatur von 40°C zur Trockene eingengt. Da Methanol auch nichtlipidartige Substanzen extrahiert, wurde der ätherlösliche Anteil des trockenen Rückstandes mit 70 - 100 ml Diäthyläther portionsweise wieder aufgenommen und in einen 100 ml Kolben überführt. Der Extrakt wurde dabei durch eine Glasfritte (G 1) filtriert, um abgelöste, nichtätherlösliche Partikel des Rückstandes zurückzuhalten. Der Ätherextrakt wurde am Rotationsverdampfer zur Trockene eingengt und im Exsikkator bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Die Gewichtszunahme des Kolbens wurde als Lipid in Rechnung gesetzt.

Bei größeren Abweichungen zwischen den zwei Parallelwerten (mehr als 10%) wurde eine dritte Parallelbestimmung durchgeführt.

3.4.5. Analyse von Kohlenhydratfraktionen und einzelnen Kohlenhydraten

3.4.5.1. Auswahl des Analysenganges

Während die Trennung von Kohlenhydratgemischen und die Bestimmung einzelner Kohlenhydrate mit modernen Methoden, vor allem der chromatographischen und enzymatischen Analyse, recht zuver-

lässig durchgeführt werden können, bereiten Extraktion und Fraktionierung pflanzlicher Kohlenhydrate nach wie vor Schwierigkeiten.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde versucht, eine Methode für Serienuntersuchungen zu finden, die es gestattet, in einem Analysengang sukzessive die wichtigsten Kohlenhydratfraktionen zu extrahieren und eine Ligninbestimmung (siehe Abschnitt 3.4.6.) direkt anzuschließen.

Der benutzte Analysengang beruht zum größten Teil auf dem von KÜNTZEL o. J. entwickelten Verfahren, das auf Untersuchungen von STERNKOPF 1962, MÜLLER 1963 und BAILEY 1964 fußt. Dieser Teil umfaßt lösliche Kohlenhydrate, Stärke und Hemicellulosen. Die anschließende Bestimmung von Cellulose und Lignin wurde in modifizierter Form nach dem von DERIAZ 1961 (vgl. auch HARWOOD 1954, SOUTHGATE 1969b) angegebenen Schema durchgeführt.

3.4.5.2. Gerät zur kontinuierlich fraktionierten Extraktion von Kohlenhydraten

Wesentliche Voraussetzung für die serienmäßige Durchführbarkeit der Analysen war die Benutzung eines Gerätes, das eine kontinuierlich fraktionierte Extraktion von Kohlenhydraten erlaubt. Dieses von KÜNTZEL 1969 entwickelte und beschriebene Gerät bietet mehrere Vorteile:

- 1) Extraktion der Kohlenhydratfraktionen aus einer Probe ohne Zwischenbehandlung,
- 2) Möglichkeit, mit unterschiedlichen Lösungsmitteln kontinuierlich zu arbeiten und die Extrakte getrennt zu sammeln,
- 3) variierbare Extraktionstemperatur,
- 4) Arbeiten unter inerter Stickstoffatmosphäre und damit Verhinderung von Oxidationsvorgängen,
- 5) innige Durchmischung von Probe und Lösungsmittel, um eine vollständige Extraktion in möglichst kurzer Zeit zu erreichen.

(KÜNTZEL 1969)

Ein solches Gerät wurde in leicht modifizierter Form nachgebaut. Es besteht im einzelnen aus 12 gleichen Glasextraktionsgefäßen, einem Stickstoffgas-System, der Temperierungseinrichtung und der Schüttelvorrichtung.

Abbildung 1 zeigt Aufbau und Relationen eines Extraktionsgefäßes. Hauptbestandteil ist der von einem Heizmantel umgebene Extraktionsraum, der oben und unten durch Glasfilterplatten (Porosität 3) abgeschlossen ist. Die obere Platte ist in ein abnehmbares Aufsatzteil eingeschmolzen. Nach Einbringen des Probenmaterials in den Extraktionsraum kann dieses Aufsatzteil durch einen eingeschliffenen Kern und mit Hilfe von Federn fest mit dem Unterteil des Extraktionsgefäßes verbunden werden.

Die Extraktionsflüssigkeit wird zunächst in das Vorratsgefäß gefüllt und bei einer entsprechenden Stellung der Hähne mit Stickstoffgas in den Extraktionsraum hineingepreßt. Der Gasdruck kann durch das Reduzierventil der Gasflasche und individuell für jedes Extraktionsgefäß durch vorgeschaltete Ventile reguliert werden. Zur Erhöhung des Extraktionseffektes können die Gefäße, die jeweils zu sechst fest auf zwei Schüttelvorrichtungen montiert sind, um eine waagerechte Achse mit einer Neigung von 45° hin und her bewegt werden. Die Schwingungsdauer ist regulierbar.

Der Extrakt kann wieder mit Hilfe des Stickstoffgasdruckes direkt in ein Auffanggefäß (Meßkolben oder Meßzylinder) entleert werden. Die Temperierung des Heizmantels erfolgt durch einen Thermostaten, dessen Umwälzanlage über ein Leitungssystem für eine ständige Zirkulation des erwärmten Wassers sorgt.

3.4.5.3. Durchführung der Kohlenhydratextraktionen

Die 12 Extraktionsgefäße wurden mit jeweils etwa 500 mg Trockensubstanz beschickt und die Fraktionierung der Kohlenhydrate nach folgendem Schema durchgeführt:

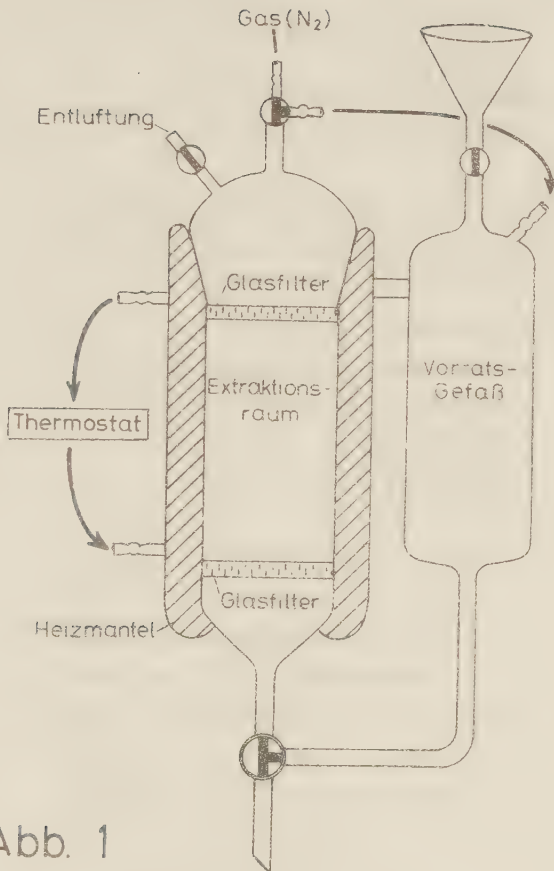


Abb. 1

Gefäß für die
fraktionierte Extraktion
von Kohlenhydraten

(nach KÜNTZEL 1969)

A) Extraktion der äthanol- und wasserlöslichen Kohlenhydrate
(Mono-, Di-, Oligo- und Polysaccharide)

	Extraktionsmittel	Extraktionstemperatur
1. Teilextrakt	80%iges Äthanol	30°C
2. "	40%iges Äthanol	
3. "	40%iges Äthanol	
4. "	dest. Wasser	

B) Stärkeextraktion

	Extraktionsmittel	Extraktionstemperatur
1. Teilextrakt	1 n Ameisensäure	60°C
2. "	dest. Wasser	

C) Extraktion der Hemicellulosen

	Extraktionsmittel	Extraktionstemperatur
1. Teilextrakt	1 n Schwefelsäure	80°C
2. "	1 n Schwefelsäure	
3. "	1 n Schwefelsäure	
4. "	dest. Wasser	
5. "	dest. Wasser	

(KÜNTZEL o. J.)

Bei jedem Teilextrakt wurde mit 12 ml Lösungsmittel (bei den C-Teilextrakten mit je 15 ml Lösungsmittel) 15 min lang unter Schütteln extrahiert. Die anschließende Extraktion der Cellulose mit 72%iger Schwefelsäure war nicht in den Extraktionsgefäßen selbst möglich, da das Probenmaterial unter Einfluß der stärker konzentrierten Schwefelsäure die Glasfilterplatten völlig verstopfte. Daher wurde der nach der Hemicellulosenextraktion verbliebene Rückstand quantitativ mit Wasser aus den Extraktionsgefäßen in Bechergläser überspült. Die Proben wurden im Trockenschrank bis zur Trockene eingeengt, anschließend mit 6 ml 72%iger Schwefelsäure versetzt und mit Glasstäben zu einem klumpenfreien Brei verrührt. Nach 2 h (Aufbewahrung bei Zimmertemperatur) wurden 52,5 ml dest. Wasser zugesetzt und die Proben 4 h lang auf dem Wasserbad bei 96°C hydrolysiert.

Das Cellulosehydrolysat (D-Extrakt) wurde durch Filtertiegel (Porosität 3) filtriert und in 100-ml-Meßkolben aufgefangen. Der in

den Filtertiegeln verbliebene Rückstand wurde zur Ligninbestimmung (siehe Abschnitt 3.4.6.) weiterverwendet.

3.4.5.4. Hydrolyse der Extrakte und papierchromatographische Trennung der Kohlenhydrate

Auch die weitere Analyse der Extrakte, die papierchromatographische Auftrennung der Kohlenhydrate und ihre quantitative Bestimmung (siehe Abschnitt 3.4.5.5.), erfolgte nach der von KÜNTZEL o.J. angegebenen Methode. Ihr liegen ältere Arbeiten von MATTHIAS 1954a, 1954b, 1956 und MÜLLER 1963 zugrunde.

Die äthanol- und wasserlöslichen Mono- und Disaccharide konnten direkt ohne weitere Vorbehandlung des A-Extraktes getrennt und bestimmt werden. Dagegen wurden die löslichen Oligo- und Polysaccharide, Stärke und Hemicellulosen zunächst hydrolytisch in Monosaccharide gespalten und diese ebenso wie die Monosaccharide des Cellulosehydrolysates (D-Extrakt, vgl. Abschnitt 3.4.5.3.) papierchromatographisch getrennt.

Von den A-, B- und C-Extrakten wurden in graduierten Reagenzgläsern folgende Ansätze vorbereitet und 6 h lang bei 96°C im Wasserbad hydrolysiert:

A-Extrakt: 5 ml Extrakt + 5 ml H₂O + 1 ml 1 n H₂SO₄

B-Extrakt: 15 ml Extrakt + 1,5 ml 1 n H₂SO₄

C-Extrakt: 15 ml Extrakt.

Alle hydrolysierten Extrakte einschließlich des Cellulosehydrolysates wurden mit Bariumcarbonat unter Verwendung von Bromkresolpurpur als Indikator neutralisiert, zentrifugiert und ein Teil des klaren Überstandes abpipettiert. Für die papierchromatographische Analyse waren keine weiteren Reinigungsschritte erforderlich.

Zur Auftrennung der Kohlenhydrate in den insgesamt 5 Extrakten (unhydrolysierte A-Extrakt, hydrolysierte A-Extrakt und die hydrolysierten B-, C- und D-Extrakte) wurde das Keilstreifenver-

fahren nach MATTHIAS (1954a, 1954b, 1956) angewandt. Sein Vorteil liegt darin, daß die einzelnen Kohlenhydrate nach der Chromatographie nicht in Form von runden Flecken (spots) vorliegen, sondern als schwach gekrümmte Banden den etwa 4 cm breiten Keilstreifen quer überziehen. Dadurch ist eine direkte quantitative Auswertung der Kohlenhydrate auf den Streifen selbst möglich und eine zeitraubende Eluierung und Einzelbestimmung der verschiedenen Zucker überflüssig.

Für die chromatographischen Analysen war es wichtig, einen bestimmten Konzentrationsbereich der einzelnen Kohlenhydrate einzuhalten. In einigen Fällen wurden die Extrakte am Rotationsverdampfer eingengt, um eine höhere Zuckerkonzentration zu erreichen. Zumeist wurde ein solcher Arbeitsschritt aber vermieden, da er besonders bei einer großen Anzahl von Extrakten sehr zeitaufwendig war. Um von vornherein eine hohe Zuckerkonzentration zu erhalten, wurde das Extraktionsmittelvolumen möglichst klein gewählt oder aber eine geeignete Zuckerkonzentration durch Auftragen eines größeren Extraktvolumens erreicht.

Im allgemeinen erwies sich ein Auftragevolumen von 0,1 oder 0,2 ml als günstig. Diese Menge mußte in mehreren Teilportionen aufgetragen werden. Dabei wurde ein bei MÜLLER 1963 beschriebener, selbstgefertigter Auftragetisch verwendet, der durch einen warmen Luftstrom das Eintrocknen eines aufgetragenen Lösungstropfens beschleunigte. So war es möglich, 12 Streifen gleichzeitig zu behandeln und dabei den Auftragefleck zur Erreichung einer optimalen Trennschärfe der Banden möglichst klein zu halten.

Als Chromatographiegefäße wurden Preßglaströge (Chromatanks) der Firma Shandon mit eingeschliffenen Glasdeckplatten benutzt. Die Keilstreifen wurden mit kleinen Glasstückchen beschwert, auf Glasstäbe aufgefädelt und auf ein passendes Gestell aus V4A-Stahl (MÜLLER 1963) gehängt. Dieses wurde derart in den Trog eingesetzt, daß die Streifen zur aufsteigenden Chromatographie etwa 0,5 cm tief in das Laufmittel eintauchten. Pro Trog konnten so maximal 80 Streifen untergebracht werden.

Als Laufmittel wurde Toluol, wassergesättigtes n-Butanol, Pyridin und Wasser im Verhältnis 3:10:5:4 (KÜNTZEL o. J.) verwendet, das einige Tage vor Gebrauch angesetzt wurde. Nur die obere Phase wurde benutzt.

Nach einmaligem Lauf der Chromatogramme hatten die Zucker erst eine geringe Strecke zurückgelegt, die Trennung der einzelnen Banden war entsprechend unvollkommen. Daher mußte der Chromatographie-Vorgang mehrfach (insgesamt 3- bis 4-mal) wiederholt werden. Zwischen zwei Läufen (jeder Lauf dauerte etwa 24 h) wurden die Gestelle aus den Trögen herausgenommen und nach Trocknung der Streifen zum erneuten Lauf in den Trog zurückgestellt.

3.4.5.5. Qualitative und quantitative Auswertung der Chromatogramme

Zur Herstellung von Eichstreifen mußten drei verschiedene Eichlösungen benutzt werden, da Arabinose, Fruktose und Mannose bei dem verwendeten Laufmittel ähnliche R_f -Werte aufwiesen und nur unvollständig zu trennen waren:

Eichlösung 1 mit Saccharose, Galaktose, Fruktose und Xylose,

Eichlösung 2 mit Arabinose und Glukose sowie

Eichlösung 3 mit Mannose und Rhamnose.

In allen Eichlösungen betrugen die Konzentrationen der einzelnen Zucker 0,1%, mit Ausnahme von Saccharose, bei der eine doppelt so hohe Konzentration gewählt wurde. Von allen Eichlösungen wurden 5 verschiedene Volumina (0,02, 0,04, 0,06, 0,08 und 0,10 ml) aufgetragen, um von jedem Zucker eine Eichreihe mit Werten von 20 bis 100 µg zu erhalten. Die insgesamt 15 verschiedenen Eichstreifen durchliefen den Analysengang von Anfang bis Ende zusammen mit den übrigen Probestreifen.

Nach dem letzten Lauf wurden die getrockneten Chromatogramme mit einer Lösung von Anilin-Phthalat (1,66 g Phthalsäure und

0,93 g Anilin in 100 ml wassergesättigtem n-Butanol gelöst, Cramer 1958) angefeuchtet. Erst als die Streifen wieder völlig getrocknet waren, wurden sie genau 10 min lang bei 120°C in einem Chromatographie-Trockenschrank entwickelt.

Die qualitative Auswertung der Probestreifen war durch einen direkten Vergleich von Lage und Farbe der Banden von Eich- und Probestreifen leicht möglich. Zur quantitativen Bestimmung wurden die Banden in einem Beckman Analytrol, Modell RB bei 500 nm direkt auf den Probe- und Eichstreifen densitometrisch ausgemessen. Dabei mißt und schreibt das Gerät den Verlauf der optischen Dichte entlang des zu messenden Papierstreifens. Die erhaltenen Kurven werden gleichzeitig automatisch integriert, wobei die Integrationskurve eine Sägezahnlinie schreibt, die ein Maß für die Flächen unter den registrierten Kurvenabschnitten darstellt (BECKMAN 1965).

Aus den 5 verschiedenen Eichwerten wurden für alle Zucker graphisch Eichgeraden aufgestellt, aus denen dann rechnerisch die jeweiligen Mengen der auf den Probestreifen vorhandenen Zucker ermittelt werden konnten. Die Berechnung der auf Trockensubstanz bezogenen Zuckerkonzentration erfolgte nach der Formel:

$$\% \text{ Zucker} =$$

$$\frac{\mu\text{g Zucker} \cdot \text{ml Extr.} \cdot 100 \cdot \text{ml aufgefüllter hydrolysiertes Extr.}}{1.000.000 \cdot \text{g Einwage} \cdot \text{ml aufgetrg. Lsg.} \cdot \text{ml Extr. zur Hydrolyse}}$$

(KÜNTZEL o.J.)

Der Gehalt an alkohol- und wasserlöslichen Oligo- und Polysacchariden ergibt sich rechnerisch aus der Differenz der Zuckergehalte von unhydrolysiertem und hydrolysiertem A-Extrakt. Für die Umrechnung der hydrolytisch gespaltenen Monosaccharide in Polysaccharide wurde bei Hexosen der Faktor 0,9, bei Pentosen der Faktor 0,38 benutzt (SALO 1965, p. 31). Da bei den nach der Hydrolyse vorliegenden Monosacchariden unbekannt ist, ob sie aus Homoglycanen (siehe Abschnitt 5.1.4.2.) herkommen oder ob

und in welcher Kombination sie in Heteroglycanen miteinander verbunden waren, sind in der vorliegenden Arbeit die Begriffe Xylan, Araban usw. bewußt vermieden worden. Stattdessen werden die Namen der jeweiligen Monosaccharide benutzt, wobei aber daran erinnert werden soll, daß damit die wasserfreien Zuckerreste, also die Anhydride, gemeint sind.

Da bei dem gesamten Analysengang der extraktionsbedingte Fehler als relativ klein gelten kann, wurden nur zwei parallele Einwägen gemacht. Von jedem Extrakt wurden aber zwei papierchromatographische Analysen durchgeführt, so daß insgesamt 4 Einzelwerte bei der Mittelwertbildung zur Verfügung standen.

Eine Abschätzung der Genauigkeit der angewandten papierchromatographischen Methode war durch einen Vergleich mit zwei enzymatischen Bestimmungsmethoden, der Glukoseoxidase-Methode (mit einem Beckman Glukose-Analysator) und der Hexokinase-Methode (BOEHRINGER 1969a, 1969b und DÖRING 1972a) möglich. Dabei war der untersuchte Extrakt löslicher Kohlenhydrate nach einem am Institut für Pflanzenernährung der TU Berlin üblichen Verfahren (3-stündige Extraktion mittels Magnetprüher bei 60°C mit 80%igem Äthanol) aus gefriergetrocknetem Material von *Lolium perenne* gewonnen worden.

Einen Vergleich der Analysenwerte (Mittelwerte zweier Bestimmungen) zeigt Tabelle 4.

	Glukoseoxidase	Hexokinase	Papierchromatographie
Glukose	2,6%	3,0%	2,5%
Fruktose	-	3,1%	3,3%
Saccharose	-	2,3%	1,9%
Summe	-	8,4%	7,7%

Tabelle 4: Gehalt eines Äthanol-Extraktes von *Lolium perenne* an löslichen Kohlenhydraten (in % der Trockensubstanz). Vergleich von enzymatischen Methoden mit dem papierchromatographischen Keilstreifenverfahren.

Es zeigt sich, daß die Übereinstimmung zufriedenstellend ist. Bei der Glukose ist die Abweichung der papierchromatographischen Methode von der Hexokinase-Methode nicht größer als der Unterschied zwischen den beiden enzymatischen Methoden. Der Unterschied bei den Summen ist zwischen Hexokinase- und chromatographischer Methode geringer als 10%.

3.4.5.6. Kritische Anmerkungen zu den angewandten Methoden der Kohlenhydratanalyse

Bei dem Kohlenhydratanalysengang traten an einigen Stellen Schwierigkeiten und Probleme auf, die sich sowohl auf die Fraktionierung als auch auf die qualitative und quantitative Auswertung der Chromatogramme beziehen. Sie sollen im folgenden kurz erläutert werden, um Ansatzpunkte für methodische Verbesserungen aufzuzeigen.

Eine wesentliche Schwierigkeit bei der Fraktionierung der Kohlenhydrate betraf die Stärkeextraktion. Die dazu verwendete Ameisensäure war bei stärkereichem Material für eine vollständige Extraktion offenbar nicht ausreichend, zumal in solchen Fällen die Durchlässigkeit der Filterplatten infolge einer starken Verkleisterung der Stärke erheblich vermindert wurde. Daher fanden sich im C- (Hemicellulosen-) Extrakt, der sonst nur Spuren von Glukose enthielt, größere Mengen dieses Zuckers. Der Stärkegehalt wurde in solchen Fällen als Summe von Glukose aus B- und C-Extrakt berechnet. Allerdings muß damit eine gewisse Unsicherheit in Kauf genommen werden, da in manchen Hemicellulosen auch Glucanbestandteile enthalten sein können. Eine stichprobenartige Überprüfung mit einer enzymatischen Stärkebestimmungsmethode (BOEHRINGER 1969c, DÖRING 1972b) bestätigte aber die Richtigkeit dieser rechnerischen Ermittlung.

Perchlorsäure, die häufig zur Stärkeextraktion benutzt wird, ist zwar ein effektiveres Lösungsmittel als Ameisensäure, konnte

aber wegen der gleichzeitigen Extraktionswirkung auf Hemicellulosen und besonders Lignin nicht benutzt werden. Aus ähnlichen Gründen kamen andere Extraktionsmittel wie z.B. Salzsäure nicht in Betracht.

Gelegentlich traten im hydrolysierten B-Extrakt auch Nichtglukosezucker (meist Arabinose) auf, die ihrer vermutlichen Zugehörigkeit entsprechend als Hemicellulosenbestandteil in Rechnung gesetzt wurden.

Es hat in der Vergangenheit nicht an Versuchen gefehlt, die weitgehend unspezifische Methode der Kohlenhydratfraktionierung mit chemischen Extraktionsmitteln durch spezifischere enzymatische Methoden zu ersetzen. Solche Untersuchungen wurden vor allem im Rahmen der Futtermittelanalyse durchgeführt, um die früher übliche rein rechnerische Ermittlung der sogenannten stickstofffreien Extraktstoffe (NFE) als Maß für vorhandene Kohlenhydrate durch exakte direkte Bestimmungsmethoden zu ersetzen. Besonders die in der englischsprachigen Literatur als "total available carbohydrates" (oder auch "nonstructural carbohydrates", im Deutschen meist als Reservekohlenhydrate) bezeichneten Zucker wurden untersucht (GROTELUESCHEN and SMITH 1967, SALO and SALMI 1968, GREUB and WEDIN 1969a, 1969b, MARAIS 1969, PAPE et al. 1969, SOUTHGATE 1969a). Auch in der Holzforschung laufen z. Zt. Untersuchungen, Hemicellulosen und Cellulose von Hölzern enzymatisch abzubauen (BUNDESFORSCHUNGS-ANSTALT für Forst- und Holzwirtschaft 1970, 1971).

Alle diese enzymatischen Extraktionsmethoden sind erst in der Entwicklung begriffen und liefern nur z. T. quantitative Ausbeuten.

Die Auswertung der Papierchromatogramme war in den meisten Fällen einfach und eindeutig. Die Banden von Arabinose, Fruktose und Mannose konnten allerdings nicht völlig voneinander getrennt werden. Jedoch ist Arabinose durch ein rötlicheres Braun farblich deutlich von Fruktose und Mannose zu unterscheiden.

Fruktose und Mannose kamen nie in einem Extrakt nebeneinander

vor, während Arabinose und Fruktose manchmal im hydrolysierten A-Extrakt und Arabinose und Mannose in einigen C- und D-Extrakten zusammen auftraten. Immerhin waren die Banden so weit auseinandergezogen, daß die Auswertungskurven durch zwei Gipfel oder eine zusätzliche Schulter in zwei den beiden Kohlenhydraten zugeordnete Teilstücke zerlegt werden konnten.

In einigen Fällen traten ganz schwach gefärbte Banden auf, deren Identifizierung nicht möglich war. Banden von Oligosacchariden waren nur selten im unteren Keilbereich der Streifen sichtbar, konnten jedoch der Lage wegen nicht ausgewertet werden.

Auch eine Bestimmung von Uronsäuren war im Rahmen des benutzten Kohlenhydratanalysenganges nicht möglich, da sie durch Bariumcarbonat, das zur Neutralisation der hydrolysierten Extrakte verwendet wurde, zum großen Teil ausgefällt werden (SALO 1965). Banden, die wahrscheinlich von Uronsäuren her stammen, fanden sich auf Chromatogrammen von hydrolysierten A-Extrakten des Mooses *Polytrichum formosum*.

Der Fehler bei der quantitativen Auswertung der Streifen war bei der Saccharose am größten. Grund dafür ist die im Vergleich zu allen anderen Kohlenhydraten schwache Farbkomplexbildung der Saccharose bei 120°C. Der geringen Farbintensität der Banden entspricht ein kleinflächiger Kurvenzug, bei dessen Auswertung der Fehler relativ höher liegt als bei den anderen Kohlenhydraten. Eine höhere Entwicklungstemperatur hätte zwar die Farbintensität der Saccharose-Banden gesteigert, die der anderen Zucker aber gleichzeitig verringert.

3.4.6. Bestimmung des Ligningehaltes

Für Ligninbestimmungen sind vor allem zwei Methoden (nach KLASON und nach KÜRSCHNER) bekannt, die zu sehr widersprüchlichen Ergebnissen führen. Zur Zeit läßt sich nicht absehen, wel-

ches Verfahren als das richtigere anzusehen ist (vgl. dazu KÜRSCHNER 1958, 1971, AUGUSTIN et al. 1970). Im Rahmen dieser Arbeit wurde das KLASON'sche Verfahren (nach DERIAZ 1961, leicht modifiziert) angewandt.

Der nach der Kohlenhydratextraktion verbliebene Rückstand (siehe Abschnitt 3.4.5.3.) wurde im Filtertiegel bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Dieser Rückstand (Rohlignin) kann nichtligninartige Bestandteile, vor allem Proteine und Mineralstoffe enthalten. An einem Teil des Rückstandes wurde daher eine Stickstoffbestimmung durchgeführt und der verbleibende Rest für eine Aschebestimmung verwendet. Die Gehalte an Protein und Asche wurden für den gesamten Rohligninrückstand berechnet und zur Bestimmung des Reinligningehaltes davon abgezogen.

3.4.7. Zusammenfassende schematische Darstellung der analytischen Methoden

Im folgenden Schema sind alle untersuchten Stoffgruppen mit den dazugehörigen Analysengängen unter Angabe der wichtigsten Arbeitsschritte zusammenfassend dargestellt.

Für sämtliche Analysen sind in einfacher Ausführung nur 1,4 g, bei 2 Parallelen 2,8 g trockene Pflanzensubstanz erforderlich. Ist eine Bestimmung von Sandverunreinigungen notwendig, so erhöht sich der Bedarf an Trockensubstanz um 4 bis 6 g.

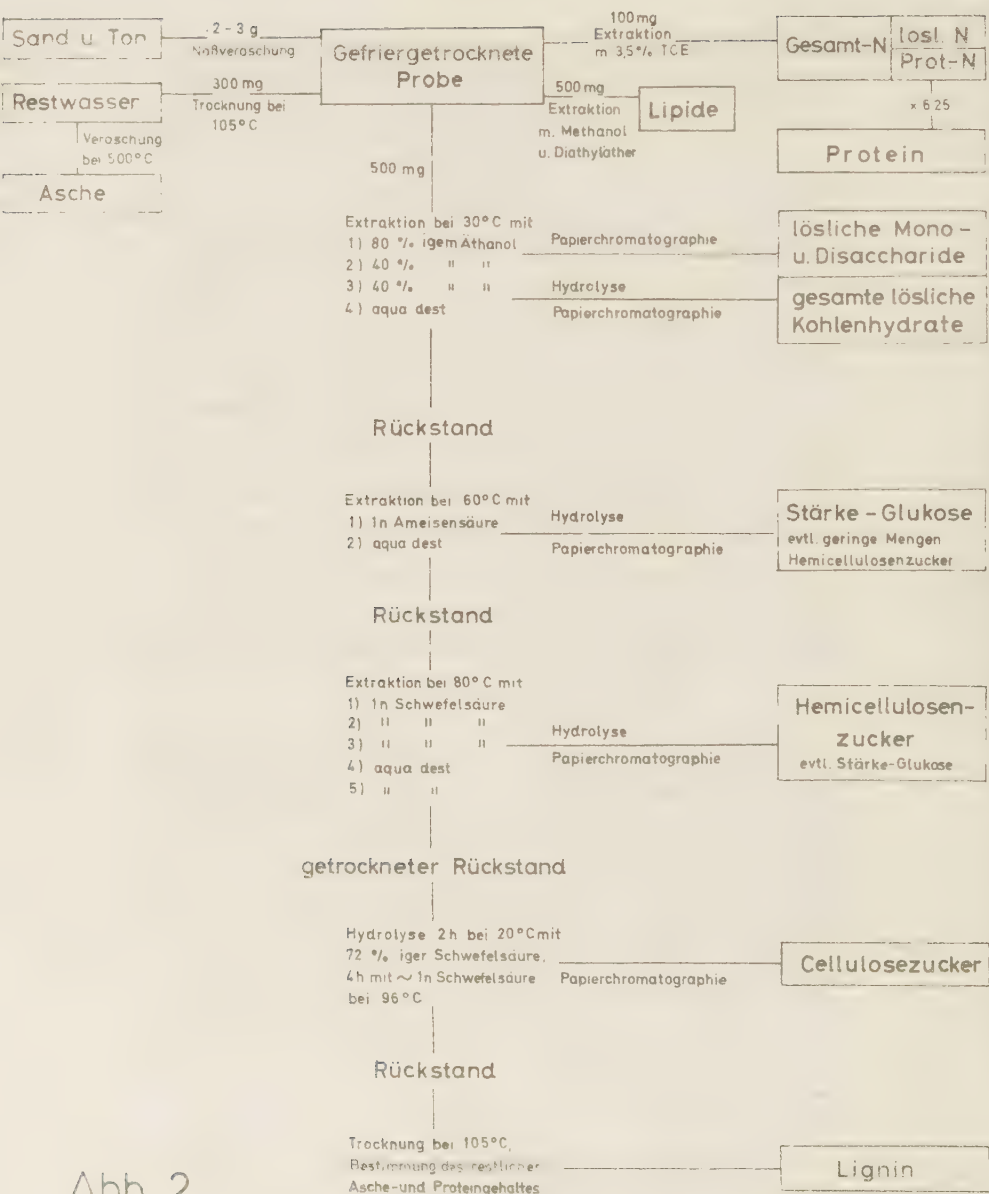


Abb. 2

Schematische Darstellung
aller Analysengänge und wichtigen Arbeitsschritte

4. Ergebnisse

4.1. Die stoffliche Zusammensetzung der einzelnen Arten

Die Ergebnisse der chemischen Analysen sollen zunächst für die einzelnen Arten getrennt dargestellt werden, um artspezifische Unterschiede deutlich zu machen.

In Abschnitt 4.2. wird dann, ausgehend von den Biomassewerten, zu besprechen sein, wie groß das Reservoir einzelner Stoffgruppen in der gesamten Krautschicht ist und welche Anteile die einzelnen Arten daran haben. In beiden Abschnitten wird auf die Veränderungen während der Vegetationsperiode eingegangen werden.

4.1.1. Aschegehalt

Die Aschegehalte der untersuchten Arten (Abbildung 3) zeigen keine unerwarteten Besonderheiten.

Vergleicht man zunächst die verschiedenen Organe miteinander, so fällt auf, daß bei den krautigen Arten (ohne *Polytrichum*) die oberirdischen Organe z. T. wesentlich mineralstoffreicher sind als die unterirdischen. Am stärksten ist dieser Gradient bei *Polygonatum* ausgebildet (Tabelle 5), bei dem oberirdische Teile je nach Monat 3- bis 5-mal soviel Mineralstoffe enthalten wie unterirdische. Bei *Deschampsia* liegt der Quotient der Aschegehalte bei 2, bei *Luzula* beträgt er durchschnittlich 1,8, bei *Oxalis* 1,6 und erreicht bei *Polytrichum* mit fast gleichen Aschegehalten in den grünen und nichtgrünen Teilen den niedrigsten Wert.

Bei den beiden Holzgewächsen unterscheiden sich die oberirdischen Organe stark voneinander. Während besonders bei *Sorbus* die Blätter durch höhere Aschegehalte gekennzeichnet sind (beim Vergleich zwischen Blättern und Wurzeln ergeben sich ähnliche Relationen wie bei krautigen Arten), enthalten die Sproßachsen

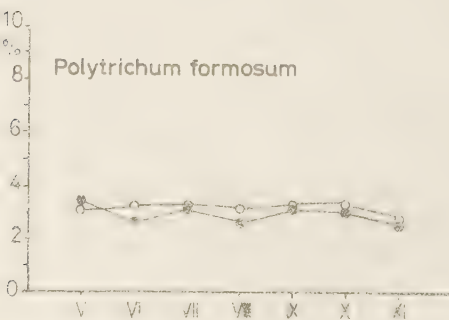
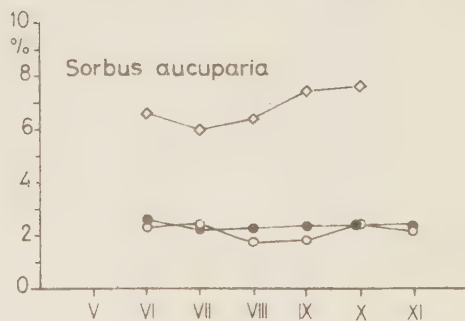
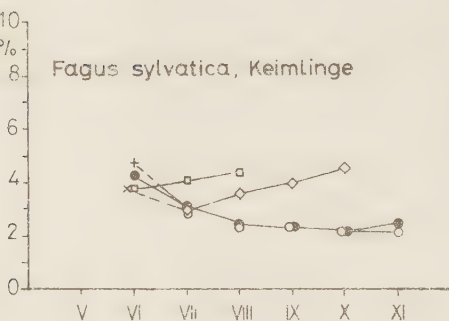
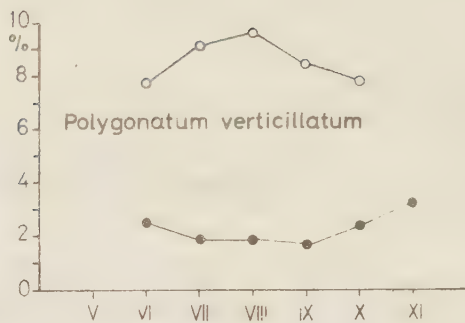
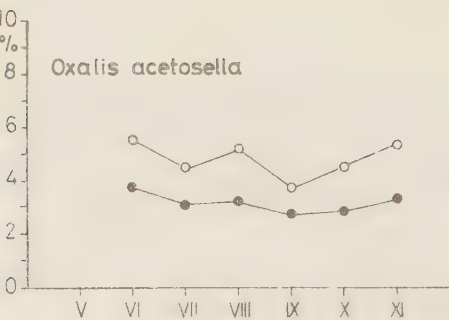


Abb. 3

Aschegehalt

in % der Trockensubstanz

- unterirdische (bzw. nichtgrüne) Teile
- oberirdische (bzw. grüne) Teile, bzw. Sproßachsen
- ◇ Laubblätter
- Keimblätter
- × Hypokotyl
- + Epikotyl

nur geringe, den Wurzeln vergleichbare Aschemengen.

	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1,7	2,1	2,4	2,0	1,7	1,8	1,8	2,0
<i>Luzula albida</i>	1,7	1,9	1,8	1,8	1,8	1,9	1,7	1,8
<i>Polytrichum formosum</i>	0,9	1,2	1,1	1,2	1,1	1,1	1,1	1,1
<i>Oxalis acetosella</i>	-	1,5	1,5	1,6	1,4	1,6	1,6	1,6
<i>Polygonatum verticillatum</i>	-	3,1	4,8	5,1	4,9	3,2	-	3,8
<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	1,0	1,4	1,7	2,1	-	1,4
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	2,5	2,7	2,8	3,1	3,2	-	2,9

Tabelle 5: Quotienten der Aschegehalte ober- und unterirdischer (bzw. grüner und nichtgrüner) Teile. Bei den holzigen Arten *Fagus* und *Sorbus* ist das Verhältnis der Werte von Blättern und Wurzeln angegeben.

Die jahreszeitlichen Veränderungen der Aschegehalte bewegen sich in den meisten Fällen in engen Grenzen. Besonders unterirdische Teile und verholzte Sproßachsen sind weitgehend konstant in ihren Mineralstoffgehalten oder zeigen zumindest keine gerichteten Veränderungen. Allerdings fallen bei *Oxalis* und *Polygonatum* (Rhizome und Wurzeln) niedrigere Werte in den Monaten Juli bis Oktober gegenüber den etwas erhöhten Juni- und Novemberwerten auf. Vergleichsweise hoch liegt auch der Juniwert bei *Fagus*-Wurzeln.

Die Aschegehalte der Sprosse sind etwas größeren Schwankungen unterworfen. Bei den krautigen Pflanzen (ohne *Polytrichum*) sind die Sprosse anscheinend in der ersten Hälfte der Vegetationsperio-

de am mineralstoffreichsten, alle Arten erreichen ihren maximalen Aschegehalt in den Monaten Juni, Juli oder August, ihren niedrigsten im September oder Oktober. Die Blätter der Holzarten (einschließlich *Fagus*-Kotyledonen) werden offensichtlich im Laufe der Vegetationsperiode kontinuierlich mineralstoffreicher (vgl. auch die Quotienten in Tabelle 5). Buchenblätter enthalten im Oktober etwa um die Hälfte mehr Asche als im Juli.

Von den 7 untersuchten Arten stellen die Aschegehalte oberirdischer Teile von *Polygonatum* und *Polytrichum* Extreme dar (Tabelle 6). *Polygonatum*-Sprosse erreichen mit einem durchschnittlichen Gehalt von 8,5% die höchsten Werte, während die grünen Teile des Mooses durchschnittlich nur wenig mehr als 3% Asche enthalten. Dazwischen liegen die Werte der anderen Arten, wobei *Sorbus* (mit durchschnittlich 6,9%) den zweiten Platz vor *Luzula* (6,2%), *Deschampsia* (5,9%), *Oxalis* (4,9%) und *Fagus* (3,8%) einnimmt. Die artspezifischen Unterschiede der Werte sind bei unterirdischen Teilen geringer. *Luzula*, *Oxalis* und *Deschampsia* erreichen immerhin Durchschnittswerte von mindestens 3%, wohingegen die übrigen Arten nur Gehalte im Bereich von 2,3 bis 2,9% aufzuweisen haben.

<i>Deschampsia flexuosa</i>		<i>Luzula albida</i>		<i>Polytrichum formosum</i>		<i>Oxalis acetosella</i>		<i>Polygonatum verticillatum</i>	
u.	o.	u.	o.	ntgr.	gr.	u.	o.	u.	o.
3,0	5,9	3,4	6,2	2,9	3,1	3,2	4,9	2,3	8,5

<i>Fagus sylvatica</i>				<i>Sorbus aucuparia</i>		
Wu.	Achs.	Kbl.	Bl.	Wu.	Achs.	Bl.
2,8	2,4	4,1	3,8	2,4	2,2	6,9

Tabelle 6: Durchschnittliche Aschegehalte (in % der Trockensubstanz).

In dieser und in folgenden Tabellen sowie in Abbildungen bedeuten:

u.: unterirdische Teile, o.: oberirdische Teile,
ntgr.: nichtgrüne Teile, gr.: grüne Teile,
Wu.: Wurzeln, Achs.: Sproßachsen, Kbl.: Keimblätter, Bl.: Laubblätter.

4.1.2. Stickstoffgehalt

4.1.2.1. Proteinstickstoffgehalt

Ähnlich wie bei den Aschewerten lassen sich auch bei den Stickstoffgehalten organspezifische Unterschiede innerhalb der Arten feststellen (vgl. Abbildung 4). Sie können durch die Berechnung der Quotienten der N-Gehalte von ober- und unterirdischen Teilen (bzw. von Blättern und Wurzeln) erfaßt werden. In Abbildung 5 sind diese Quotienten für die einzelnen Monate getrennt aufgetragen. Dabei zeigt sich, daß Protein- und löslicher Stickstoff unterschiedlich verteilt sind. Der Protein-N-Gehalt liegt in den oberirdischen Organen z. T. viel höher als in den unterirdischen, während für den Gehalt an löslichem N das Umgekehrte gilt.

Zunächst sollen nur die Protein-N-Quotienten betrachtet werden. Höchste monatliche und durchschnittliche Werte treten bei *Sorbus* und *Polygonatum* auf (Abbildung 5 und Tabelle 7).

So enthalten die Blätter von Ebereschen-Jungpflanzen im Juni siebenmal mehr Protein-N als die Wurzeln, Sprosse von *Polygonatum*-Pflanzen fast dreieinhalbmal soviel wie die Rhizome und Wurzeln. Die mittleren Werte betragen bei diesen Arten 5,0 bzw. 2,7. Auch die Sprosse von *Deschampsia* und *Luzula* enthalten noch mehr als doppelt soviel Prot. -N wie die unterirdischen Organe, während die Unterschiede bei *Oxalis* (1,8), *Fagus* (1,4) und *Polytrichum* (1,3) geringer sind. Es dominiert aber auch hier in den oberirdischen Teilen bzw. Blättern immer noch deutlich der Gehalt an Prot. -N.

Das vegetationszeitliche Verhalten der o./u. -Quotienten ist von Art zu Art unterschiedlich. Die größten Schwankungen findet man bei *Sorbus* (3,2 - 7,0) und *Polygonatum* (1,9 - 3,4). Auch bei *Luzula* (2,0 - 2,8), *Fagus* (1,2 - 1,9) und *Deschampsia* (2,2 - 2,8) sind die jahreszeitlichen Unterschiede noch beachtlich, während *Oxalis* (1,6 - 2,0) und *Polytrichum* (1,1 - 1,5) in ihren o./u. -Verhältnissen relativ konstant sind.

		Prot. -N		lösl. N		Ges. -N		Pro- tein
		o./u.		o./u.		o./u.		
Deschampsia flexuosa	u.	0,86	2,5	0,51	0,9	1,37	1,9	5,38
	o.	2,11		0,46		2,57		13,19
Luzula albida	u.	0,86	2,3	0,72	0,6	1,58	1,5	5,38
	o.	2,00		0,41		2,41		12,50
Polytrichum formosum	ntgr.	1,51	1,3	0,53	1,0	2,04	1,2	9,44
	gr.	1,91		0,51		2,42		11,94
Oxalis acetosella	u.	1,36	1,8	1,30	0,6	2,66	1,2	8,50
	o.	2,47		0,75		3,22		15,44
Polygonatum verticillatum	u.	0,85	2,7	0,83	0,8	1,68	1,7	5,31
	o.	2,28		0,64		2,92		14,25
Fagus sylvatica	Wu.	1,59	1,4	1,07	0,1	2,66	0,9	9,94
	Achs.	1,06		0,79		1,84		6,63
	Kbl.	2,06		1,18		3,24		12,88
	Bl.	2,29		0,11		2,41		14,31
Sorbus aucuparia	Wu.	0,48	5,0	0,61	0,4	1,09	2,4	3,00
	Achs.	0,55		0,24		0,79		3,43
	Bl.	2,40		0,26		2,66		15,00

Tabelle 7: Durchschnittliche Werte der N- und Proteingehalte (in % der Trockensubstanz) sowie die daraus berechneten durchschnittlichen o./u.-Quotienten.

Mit Ausnahme von Fagus und Polytrichum liegen die höchsten Werte der o./u.-Quotienten in der ersten Hälfte der Vegetationsperiode (Juni bis August), die niedrigsten entsprechend in den Monaten September bis November. Die Ursache dafür ist in erster Linie in einer deutlichen Abnahme der Proteinstickstoffgehalte oberirdischer Teile im Laufe der Vegetationsperiode zu suchen. Bei einigen Arten kommt gegen Ende der Vegetationsperiode eine Prot.-N-Zunahme in unterirdischen Teilen hinzu. Diese beiden gegenläufigen Tendenzen sind bei Sorbus auffällig ausgeprägt, in abgeschwächter Form aber auch bei Luzula vorhanden. Die geringen Schwankungen der Quotienten bei Oxalis beruhen auf der stets gleichsinnigen Veränderung der Prot.-N-Gehalte in ober- und unterirdischen Teilen, während bei Polytrichum der gleiche Effekt durch eine weitgehende Konstanz der Prot.-N-Gehalte grüner und nichtgrüner Teile erreicht wird.

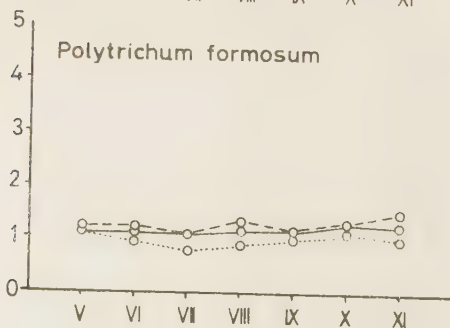
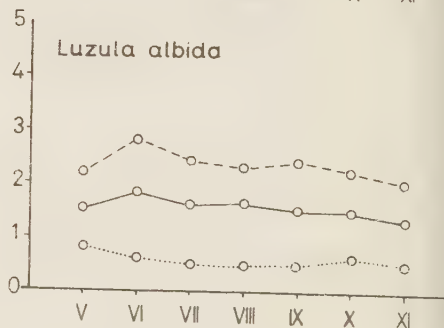
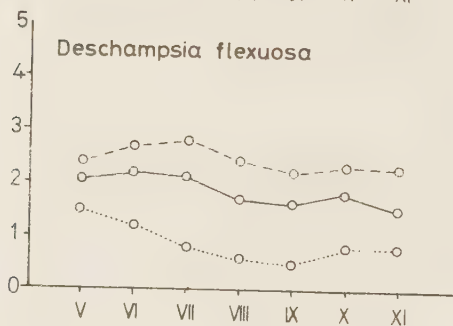
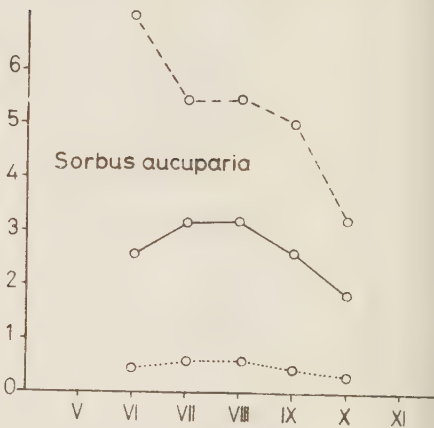
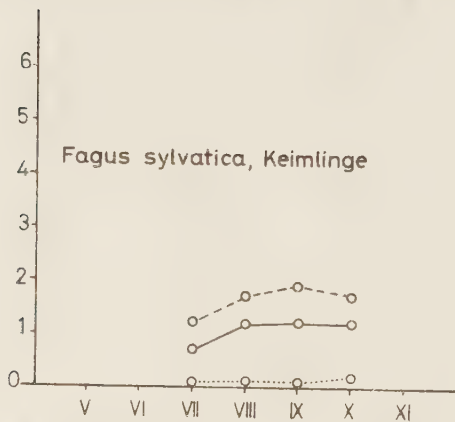
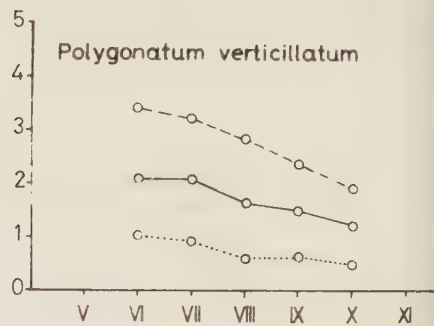
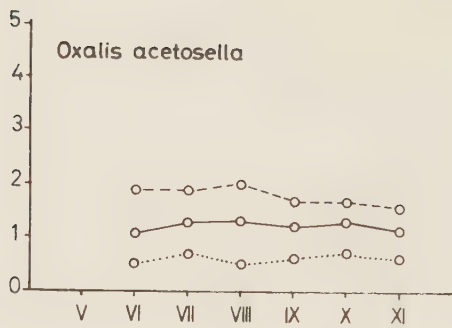


Abb. 5
Verhältnis der
Stickstoffgehalte ober-
u. unterirdischer Teile

— Gesamt - N
- - - Protein - N
... lös. N

Damit sind bereits die monatlichen Schwankungen der einzelnen N-Gehalte angesprochen, die beachtliche Ausmaße, besonders bei lösl. N und Ges. -N, erreichen können. Um dies näher zu belegen, sind in Tabelle 8 die auf den jeweiligen Maximalwert bezogenen Differenzen zwischen Minimum und Maximum der N-Gehalte aller Arten angegeben.

Bei den Prot. -N-Gehalten, die sich im Vergleich mit den Gehalten an lösl. N und Ges. -N meist als weniger variabel erweisen, sind häufig in erster Linie die oberirdischen Teile bzw. Blätter von Veränderungen betroffen. Sie können bei Polygonatum-Sprossen und Sorbus-Blättern fast 50% des maximalen Prot. -N-Wertes erreichen, während bei den unterirdischen Organen nur bei Fagus-Wurzeln ähnlich hohe Werte auftreten, ansonsten aber unterirdisch 28% nie überschritten werden.

		Prot. -N	lösl. N	Ges. -N
Deschampsia	u.	28	41	17
flexuosa	o.	39	70	35
Luzula	u.	25	50	34
albida	o.	26	69	29
Polytrichum	ntgr.	26	32	21
formosum	gr.	8	25	8
Oxalis	u.	20	54	39
acetosella	o.	27	34	28
Polygonatum	u.	16	42	29
verticillatum	o.	45	56	47
	Wu.	50	65	57
Fagus	Achs.	31	68	51
sylvatica	Kbl.	37	85	59
	Bl.	20	40	20
	Wu.	25	62	45
Sorbus	Achs.	28	45	31
aucuparia	Bl.	46	63	48

Tabelle 8: Größte relative Schwankungen der N-Gehalte (Differenz des jeweiligen Maximal- und Minimalwertes in % des Maximalwertes).

Bei den oberirdischen Teilen ist, wie bereits erwähnt, eine deutlich abnehmende Tendenz der Prot.-N-Gehalte im Laufe der Vegetationsperiode festzustellen. Bei *Deschampsia*- und *Luzula*-Sprossen sowie bei *Sorbus*-Blättern und *Fagus*-Kotyledonen setzt die Protein-N-Abnahme im Juni ein und verläuft während der gesamten Vegetationsperiode mehr oder weniger gleichförmig.

Fagus-Blätter und die oberirdischen Teile von *Oxalis* und *Polygonatum* unterscheiden sich davon nur insofern, als die Abnahme im Hochsommer verzögert ist oder, wie bei *Oxalis*, sogar nochmals eine Zunahme auftreten kann. Die grünen Teile von *Polytrichum* unterliegen zwar nur sehr geringfügigen Schwankungen, doch ist auch hier eine bereits im Mai einsetzende Protein-N-Abnahme (wenn man von dem hohen Oktoberwert einmal absieht) anzunehmen.

Weniger eindeutig sind die Verhältnisse bei den unterirdischen Teilen und bei den Sproßachsen der beiden Holzgewächse. Eine schwach abnehmende Tendenz kann für die unterirdischen bzw. nichtgrünen Teile von *Deschampsia* und *Polytrichum* vermutet werden. Bei ebenfalls nur geringfügigen Schwankungen zeigt dagegen der Kurvenverlauf bei den unterirdischen Teilen von *Luzula*, *Oxalis* und *Polygonatum* sowie bei *Sorbus*-Wurzeln ein Prot.-N-Minimum im Sommer und zwei Maxima im Frühjahr und Herbst. Ähnliches gilt bei größeren Schwankungen auch für *Fagus*-Wurzeln und -Sproßachsen, während bei *Sorbus*-Sproßachsen nur ein herbstliches Maximum ausgebildet ist.

Auch die durchschnittlichen Prot.-N-Gehalte (Tabelle 7) offenbaren gewisse artspezifische Unterschiede. Bei den unterirdischen Teilen ragen *Fagus* und *Oxalis* heraus (mit 1,6 bzw. 1,4%); *Polytrichum* (ntgr. T.) erreicht ähnlich hohe Werte. Von den übrigen Arten mit fast gleichen Durchschnittswerten bei 0,9% sind *Sorbus*-Wurzeln mit nur 0,5% auffällig verschieden.

Bei den oberirdischen Teilen der krautigen Pflanzen unterscheiden sich die protein-N-reicheren Arten *Oxalis* und *Polygonatum* deutlich von den übrigen drei. Die oberirdischen Organe der Holzgewächse (Blätter und Sproßachsen) sind im Prot.-N-Gehalt stark

voneinander verschieden. Während die Blätter durchaus mit Oxalis- und Polygonatum-Sprossen vergleichbare Werte erreichen, zählen die Sproßachsen zu den protein-N-ärmsten Organen. Bei den Einzelwerten fällt als Extrem der Protein-N-Gehalt des Epikotyls von *Fagus* (Juni) mit über 4% auf.

4.1.2.2. Gehalt an löslichem Stickstoff

Auf die gegensätzliche Verteilung der beiden N-Fractionen in ober- und unterirdischen Pflanzenteilen ist bereits kurz hingewiesen worden. Für die Fraktion der löslichen N-Verbindungen ist eigentümlich, daß sie vorwiegend in den unterirdischen Organen lokalisiert ist. Die Werte der o./u.-Quotienten sind daher durchweg kleiner als 1 (vgl. Abbildung 5 und Tabelle 7). Vor allem die Blätter der Holzgewächse enthalten im Vergleich zu den Wurzeln sehr geringe Mengen löslichen Stickstoffs (Quotienten durchschnittlich 0,1 bei *Fagus* bzw. 0,4 bei *Sorbus*). Für die anderen Arten ergeben sich Werte zwischen 0,6 und 0,9. Bei *Polytrichum* enthalten grüne und nichtgrüne Teile durchschnittlich gleiche Mengen löslichen Stickstoffs.

Das Verhältnis der lösl.-N-Gehalte unter- und oberirdischer Teile ist jahreszeitlich meist weniger starken Schwankungen unterworfen (Abbildung 5), wobei die auftretenden Veränderungen der o./u.-Quotienten häufig gleichsinnig mit denjenigen der Ges.-N-Gehalte verlaufen. Die größten Schwankungsbreiten der o./u.-Verhältnisse findet man bei *Deschampsia* (0,5 bis 1,5) und *Polygonatum* (0,5 bis 1,0).

Die jahreszeitlichen Tendenzen der Gehalte an löslichem Stickstoff sind relativ einheitlich. Bei fast allen Arten und Pflanzenteilen zeichnen sich die Monate August und September durch ein Minimum an niedermolekularen N-Verbindungen aus, während deren Gehalte zu Beginn und am Ende der Vegetationsperiode hohe Werte errei-

chen; die höchsten liegen meist in den Monaten Mai bis Juli. Lediglich bei Fagus-Kotyledonen und Sorbus-Blättern ist eine stetige Abnahme ohne herbstlichen Anstieg zu beobachten, während Polygonatum bei hohen Juniwerten uneinheitliche Schwankungen zeigt.

Insgesamt sind die jahreszeitlichen Veränderungen der löslichen N-Fraktion weitaus größer als die der Prot.-N- und auch der Ges.-N-Gehalte wie ein Vergleich der Werte in Tabelle 8 zeigt. Bei den unterirdischen Teilen weisen die Wurzeln der beiden Holzgewächse die größten Veränderungen auf; sie machen aber auch sonst (mit Ausnahme von Polytrichum) mehr als 40% aus. Bei den oberirdischen Teilen sind Deschampsia, Luzula, Sorbus (Blätter) und Fagus (Sproßachsen und Kotyledonen) mit den größten Schwankungen zu erwähnen.

Besonders klar werden die im vegetationszeitlichen Ablauf eintretenden Veränderungen, wenn man den Anteil des löslichen Stickstoffs in Prozent des Gesamtstickstoffs verfolgt (Abbildung 6). Zumeist läßt sich der Kurvenverlauf durch das bereits bei den absoluten Werten erwähnte Sommerminimum und zwei Maxima im Frühjahr und Herbst beschreiben. Unter- und oberirdische Teile zeigen meist parallele Entwicklungen.

Der durchschnittliche Anteil des lösl. N am Ges.-N ist in den unterirdischen Teilen stets höher als in den oberirdischen, bei den krautigen Pflanzen sogar mehr als doppelt so hoch (Tabelle 9).

Polytrichum formosum macht auch hier eine Ausnahme.

Bei den anderen Arten fallen dagegen paarweise charakteristische Gemeinsamkeiten auf. Die höchsten durchschnittlichen Anteile der löslichen Pflanzen finden sich bei Oxalis und Polygonatum, bei denen der Anteil des lösl. N am Ges.-N in den unterirdischen Teilen fast die Hälfte und in den oberirdischen mehr als 1/5 ausmacht.

Bei Deschampsia und Luzula liegen die Werte in allen Teilen deutlich niedriger. Die Holzgewächse zeichnen sich durch sehr niedrige Anteile des lösl. N am Ges.-N aus (1,25 bis 1,10%, wohingegen

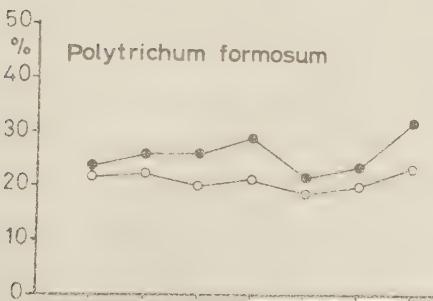
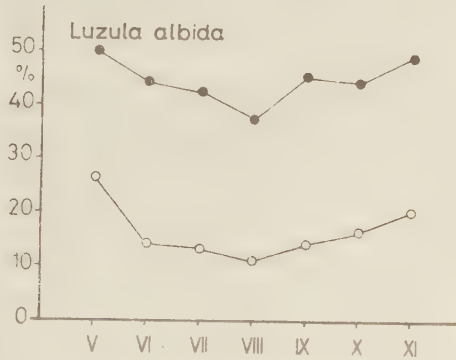
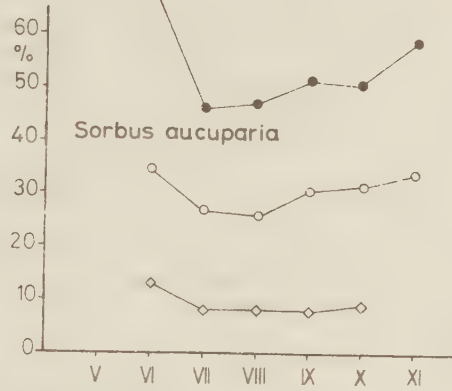
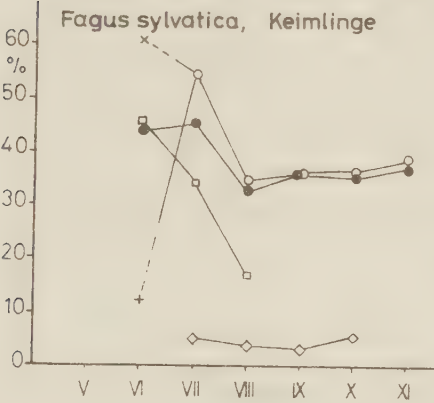
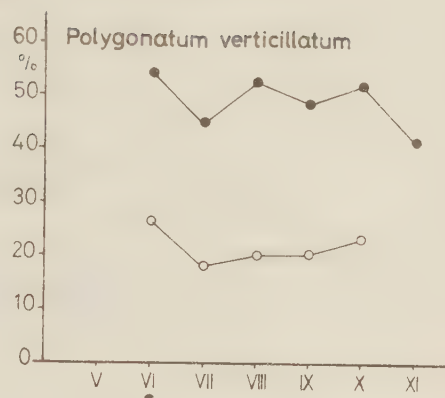
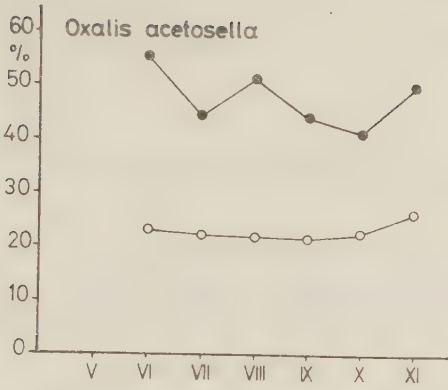


Abb. 6
löslicher Stickstoff

in % des Gesamtstickstoffs

- unterirdische (bzw. nichtgrüne) Teile
- oberirdische (bzw. grüne) Teile, bzw. Sproßachsen
- ◇ Laubblätter
- ◇ Keimblätter
- × Hypokotyl
- + Epikotyl

die Sproßachsen Werte liefern, die für oberirdische Teile besonders hoch liegen.

	<i>Deschampsia flexuosa</i>	<i>Luzula albida</i>	<i>Polytrichum formosum</i>	<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Polygonatum verticillatum</i>
unterirdische Teile (bzw. ntgr. T.)	37	46	26	49	49
oberirdische Teile (bzw. gr. T.)	18	17	21	23	22
	<i>Fagus sylvatica</i>		<i>Sorbus aucuparia</i>		
Wurzeln	40		56		
Sproßachsen	43		30		
Kotyledonen	36		-		
Blätter	5		10		

Tabelle 9: Durchschnittliche Anteile des löslichen Stickstoffs am Gesamtstickstoff (in %).

Eine ähnliche Gruppierung der Arten ergibt sich, wenn man die durchschnittlichen Gehalte an lösl. Stickstoff vergleicht (Tabelle 7): starke Dominanz der unterirdischen Organe (bis auf *Polytrichum*), maximal hohe Werte bei *Oxalis* und *Polygonatum* (unter- und oberirdische Teile), aber auch bei *Fagus*-Wurzeln und -Kotyledonen sowie minimale Gehalte bei Blättern der beiden Holzgewächse.

Als überragend hohe Einzelwerte sind bei *Fagus* (Hypokotyl und Keimblätter) im Juni Gehalte von über 2% an löslichem Stickstoff auffällig.

4.1.2.3. Gesamtstickstoffgehalt

Die Gesamtstickstoffgehalte als Summe von Protein- und löslichem Stickstoff bieten keine völlig neuen Aspekte. Vielmehr zeigen sie Charakteristika, die sich aus der Zusammenfassung der beiden Teilfraktionen ergeben.

In vielen Fällen (besonders, wenn die Gehalte an löslichem N sich jahreszeitlich relativ konstant verhalten oder insgesamt vergleichsweise gering sind) verlaufen die Kurven von Prot.-N und Ges.-N weitgehend parallel (Abbildung 4). Auf eine ausführliche Besprechung der Ges.-N-Gehalte kann daher verzichtet werden.

Aus der unterschiedlichen Verteilung von Prot.-N und lösl. N auf unter- und oberirdische Organe ergibt sich für die Ges.-N-Gehalte ein zwischen beiden Extremen vermittelndes Verhalten. Einzel- und Durchschnittswerte der o./u.-Quotienten (Abbildung 5 und Tabelle 7) sind aber immer noch (mit Ausnahme von *Fagus*) teilweise beachtlich größer als 1 und zeigen damit auch für den Gesamtstickstoff eine dominierende Stellung der Sprosse und Blätter an.

Gegen Ende der Vegetationsperiode verschieben sich die o./u.-Quotienten der Ges.-N-Gehalte bei den meisten Arten (mit Ausnahme von *Fagus* und *Polytrichum*) zugunsten der unterirdischen Organe und entsprechen damit dem Verhalten der Prot.-N-Gehalte.

Auch bei den größten relativen Schwankungen (Tabelle 8) nehmen die Ges.-N-Gehalte eine mittlere Position ein. Nur bei *Deschampsia* und *Polytrichum* (ntgr. T.) sind die Ausmaße der Veränderungen noch geringer als beim Prot.-N-Gehalt.

Die jahreszeitlichen Tendenzen der Ges.-N-Gehalte folgen weitgehend den bei den Proteinstickstoffgehalten aufgezeigten. Unterschiede treten allerdings bei den unterirdischen Organen von *Oxalis* und *Polygonatum* auf, bei denen, durch den hohen Anteil an löslichem N bedingt, der Kurvenverlauf der Ges.-N-Gehalte dem unheimlichen Auf und Ab der löslichen Fraktion entspricht. Auch bei *Sor-*

bus-Wurzeln ist das jahreszeitliche Verhalten des Gesamt-N-Gehaltes von demjenigen des löslichen Stickstoffs geprägt.

Der Vergleich der Arten zeigt keine wesentlichen Abweichungen von der Reihenfolge, die sich aufgrund der Prot.-N-Gehalte ergab. Der Ges.-N-Gehalt der oberirdischen Organe von Polygonatum und Oxalis übertrifft wegen der maximal hohen Werte bei Prot.- und lösl. N die anderen Arten bei weitem. Durch niedrigste Ges.-N-Werte der oberirdischen Teile sind wiederum die Sproßachsen der Holzgewächse charakterisiert.

4.1.3. Proteingehalt

Die Proteingehalte (Abbildung 7) sind aus den Protein-N-Gehalten berechnet worden und ihnen daher direkt proportional. Auf eine eingehende Darstellung der Proteinwerte kann daher unter Hinweis auf Abschnitt 4.1.2.1. verzichtet werden.

In allen Fällen überschreiten die Werte der Sprosse krautiger Pflanzen und die der Blätter beider Holzgewächse die 10%-Grenze. Gehalte über 20% treten nur im Juni bei Sorbus-Blättern und den Epikotylen der Buchenkeimlinge auf. Durch geringste Proteingehalte mit Werten von ca. 3 bis 4% zeichnen sich die holzigen Organe von Sorbus aus.

Bei den durchschnittlichen Proteingehalten der Sprosse und Blätter kann man bei etwa 14% die Grenze zwischen den proteinreicheren und proteinärmeren Arten ziehen (vgl. Tabelle 7).

4.1.4. Lipidgehalt

Im Vergleich zu den Proteingehalten liegen die Lipidgehalte (Abbildung 8 und Tabelle 10) recht niedrig. Dagegen sind bei den Lipiden die organspezifischen Unterschiede innerhalb der Arten stärker ausgeprägt. Die bereits mehrfach zur Charakterisierung dieser Un-

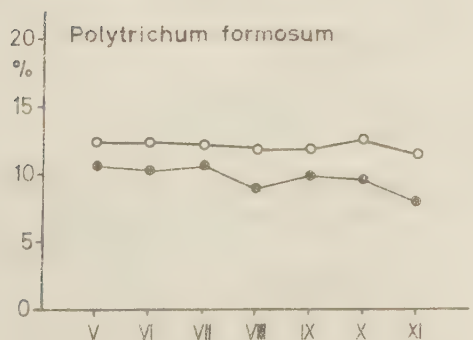
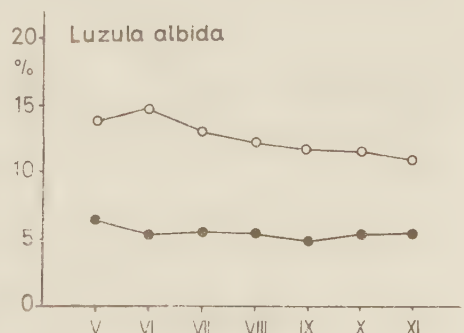
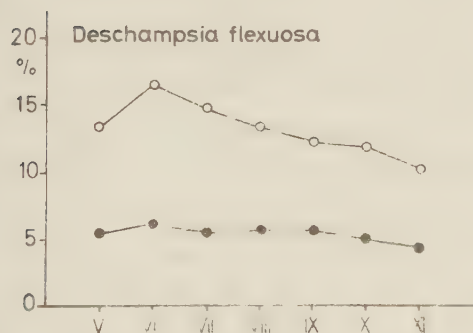
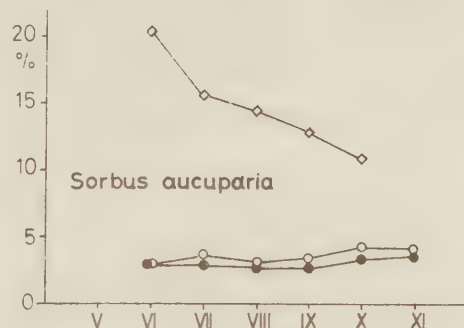
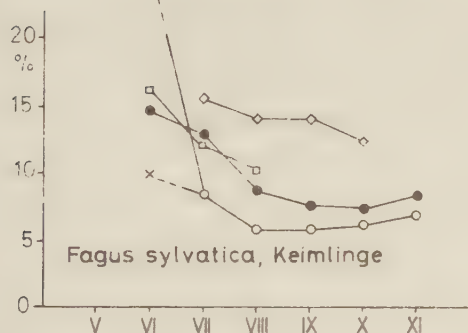
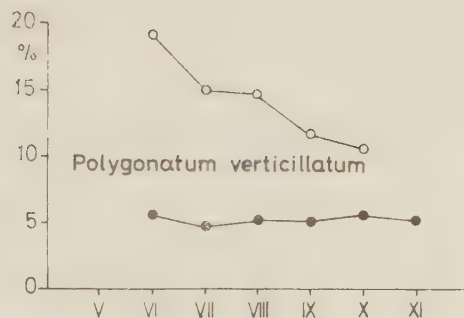
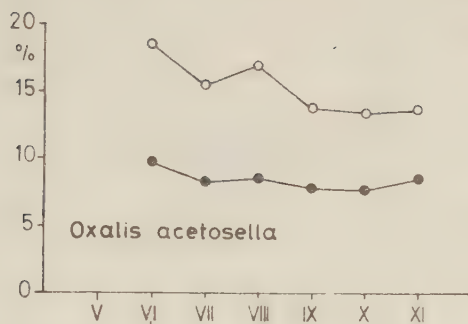


Abb. 7

Proteingehalt in % der Trockensubstanz

- unterirdische (bzw. nichtgrüne) Teile
- oberirdische (bzw. grüne) Teile, bzw. Sproßachsen
- ◇ Laubblätter
- × Hypokotyl
- Keimblätter
- + Epikotyl

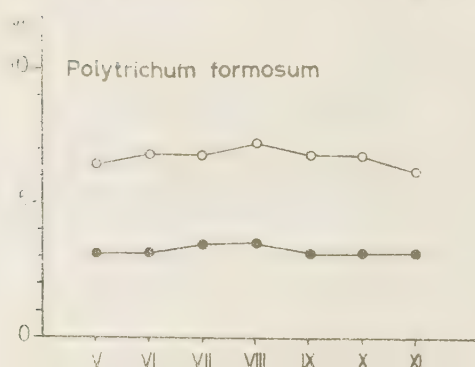
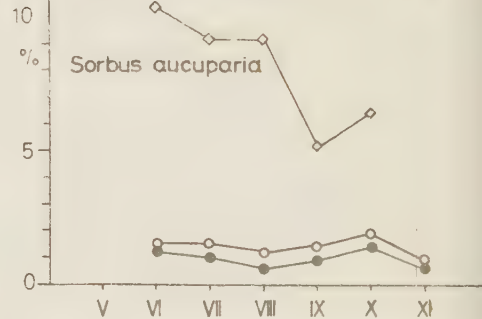
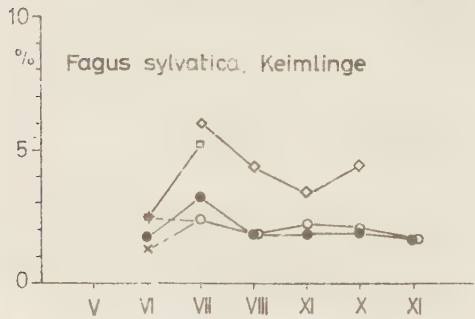
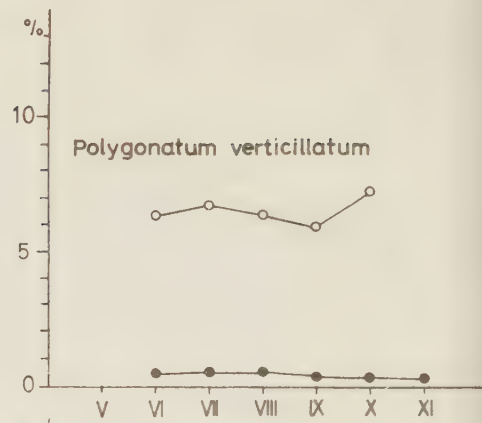
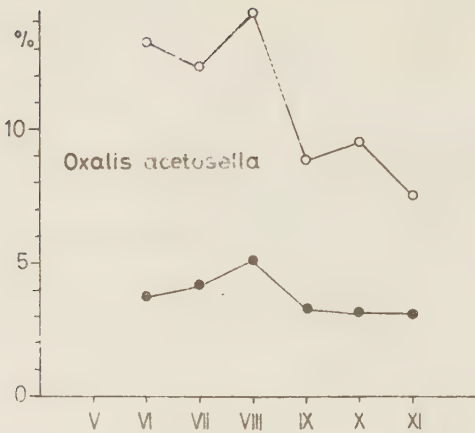


Abb. 8 Lipidgehalt

in % der Trockensubstanz

- unterirdische (bzw. nichtgrüne) Teile
- oberirdische (bzw. grüne) Teile, bzw. Sproßachsen
- ◊ Laubbätter
- ◻ Keimblätter
- x Hypokotyl
- + Epikotyl

terschiede herangezogenen o./u.-Quotienten liegen meist im Mittel zwischen 2 und 3,5. Ausnahmen davon bilden aufgrund sehr niedriger Lipidgehalte in den unterirdischen Organen *Polygonatum* mit Werten zwischen 12 und 24 (im Mittel etwa 17) und *Sorbus* mit Verhältnissen von 5 bis 15 (durchschnittlich etwa 7).

Die Lipidgehalte unterirdischer Teile variieren jahreszeitlich nur wenig. Besonders bei *Polygonatum*, *Deschampsia*, *Luzula* und *Polytrichum* (ntgr. T.) sind die Unterschiede zwischen den einzelnen Monaten geringfügig. Bei den oberirdischen Organen sind *Polygonatum*-Sprosse und die grünen Teile von *Polytrichum* durch vergleichsweise geringe Schwankungen ausgezeichnet.

In fast allen Fällen erreichen die Lipidgehalte ihr Maximum in den Monaten Juni bis August (unter- und oberirdische Organe). Die Minima liegen entsprechend in den Monaten September bis November. Abweichend verhalten sich die Blätter der Holzgewächse, bei denen nach einem ständigen Abfall der Lipidgehalte ein erneuter Anstieg ab September festzustellen ist. Ähnliches gilt bei geringeren Schwankungsbreiten für *Polygonatum*-Sprosse.

Die Durchschnittswerte unterirdischer Teile liegen zumeist in einem Bereich zwischen 1 und 2% (Tabelle 10). Höhere Werte erreichen *Oxalis* (3,8%) und *Polytrichum*, ntgr. T., (3,2%), wohingegen die unterirdischen Teile von *Polygonatum* mit nur 0,4% als extrem lipidarm bezeichnet werden können. Bei den oberirdischen Organen umfaßt der mittlere Bereich Werte von etwa 4 bis 7%. Nur *Oxalis* und *Sorbus* (Blätter) liegen mit durchschnittlich 10,9% bzw. 8,1% höher. Die Sproßachsen der Holzgewächse entsprechen mit ihren Lipidgehalten etwa denjenigen unterirdischer Organe.

<i>Deschampsia flexuosa</i>		<i>Luzula albidula</i>		<i>Polytrichum formosum</i>		<i>Oxalis acetosella</i>		<i>Polygonatum verticillatum</i>	
u.	o.	u.	o.	ntgr.	gr.	u.	o.	u.	o.
1,1	3,9	1,5	5,3	3,2	6,7	3,8	10,9	0,4	6,6

Wu.	Fagus sylvatica			Wu.	Sorbus aucuparia	
	Achs.	Kbl.	Bl.		Achs.	Bl.
2,1	2,1	4,0	4,6	1,1	1,7	8,1

Tabelle 10: Durchschnittliche Lipidgehalte (in % der Trockensubstanz).

4.1.5. Kohlenhydratgehalt

4.1.5.1. Gehalt an löslichen Kohlenhydraten

Bei den löslichen Kohlenhydraten lassen sich von der Molekülgröße her zwei Gruppen unterscheiden: niedermolekulare Mono- und Disaccharide und höhermolekulare Oligo- und Polysaccharide. In Abbildung 9 und 10 sind die Gesamtmengen dieser beiden Teilfraktionen und die Anteile der einzelnen Zucker in Form von Säulendiagrammen wiedergegeben.

4.1.5.1.1. Gehalt an löslichen Mono- und Disacchariden

Lösliche Mono- und Disaccharide werden offenbar bevorzugt in oberirdischen Pflanzenteilen angereichert (Tabelle 11 und Abbildung 9). So enthalten Oxalis- und Polygonatum-Sprosse meist etwa 4- bis 6-mal soviel niedermolekulare Kohlenhydrate wie die unterirdischen Organe. Auch die grünen Teile von Polytrichum und Deschampsia stellen ein Hauptreservoir dieser Zucker dar. Eine vergleichsweise stärkere Beteiligung der unterirdischen Organe bei der Speicherung löslicher niedermolekularer Kohlenhydrate ist bei Luzula festzustellen.

Bei den Holzgewächsen sind die Blätter die zuckerreichsten Organe. Vor allem die Kotyledonen der Buchenkeimlinge sind durch hohe Monosaccharidgehalte gekennzeichnet.

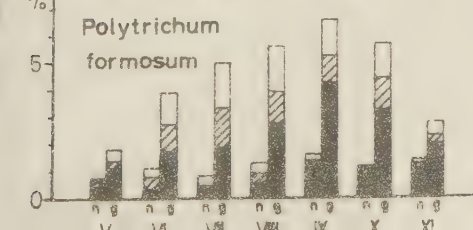
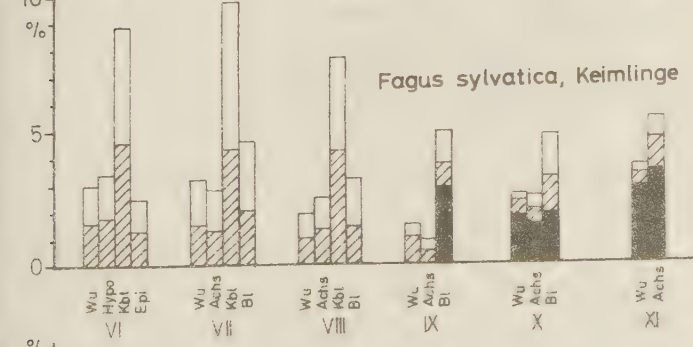
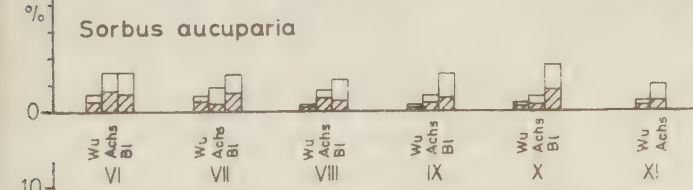
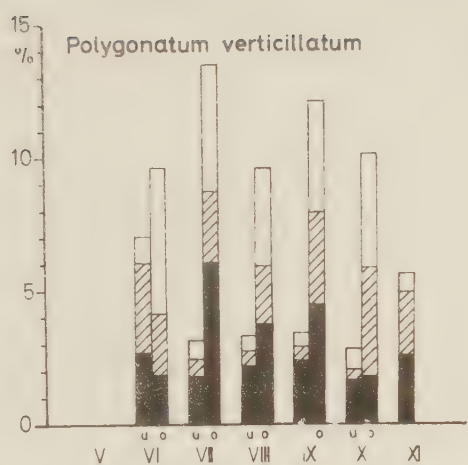
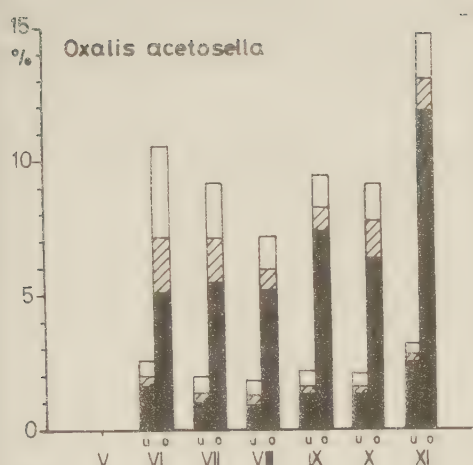


Abb. 9
Gehalt an
lösl. Mono-u.
Disacchariden

in % der Trockensubstanz

- Glukose
- Fructose
- Saccharose

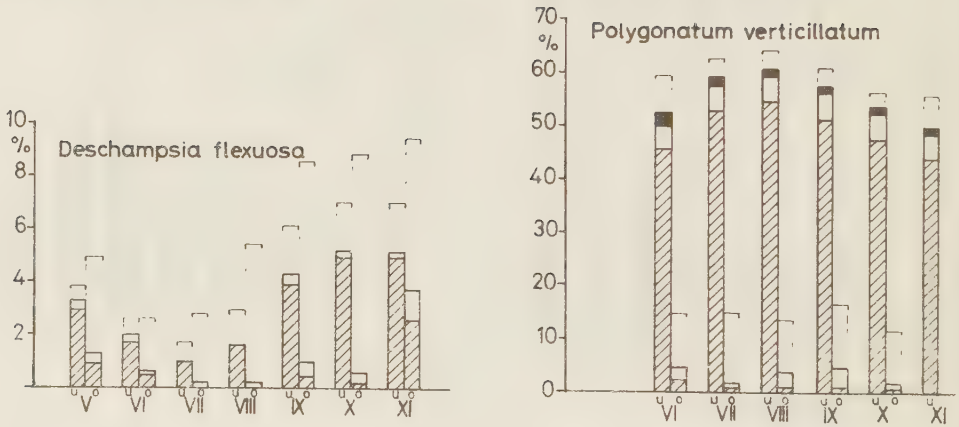


Abb. 10 Gehalt an lösl. Kohlenhydraten
in % der Trockensubstanz

- ▨ Fructose
 - Glukose u.a. Zucker
 - Rhamnose
 - lösliche Mono- und Disaccharide
- } in löslichen
Oligo- und
Polysacchariden

Im Durchschnitt sind die oberirdischen Teile der krautigen Pflanzen reicher an löslichen niedermolekularen Kohlenhydraten als Sproßachsen und Blätter der Holzgewächse (ohne Kotyledonen). Innerhalb der krautigen Arten können *Oxalis* und *Polygonatum* mit Sproßmittelwerten von über 10% von den anderen Arten unterschieden werden, bei denen die entsprechenden Werte im Bereich von 4,5 bis 5,8% liegen. *Fagus*- und *Sorbus*-Blätter erreichen nur mittlere Werte von 4,4 bzw. 1,4%.

Bei den unterirdischen Organen sind Höchstwerte von über 4% bei *Luzula* und *Polygonatum* festzustellen, während sich der Mono- und Disaccharidgehalt bei krautigen Pflanzen sonst nur in einem engen Bereich von 1,1 - 2,2% bewegt. *Fagus*-Wurzeln weisen mit einem Durchschnittswert von 2,6% einen vergleichsweise hohen Kohlenhydratspiegel auf. *Sorbus*-Wurzeln sind mit nur 0,4% besonders arm an Monosacchariden.

Vor allem bei den krautigen Arten fällt eine ausgeprägte vegetationszeitliche Dynamik der Mono- und Disaccharide auf. Bei oberirdischen Organen von *Deschampsia*, *Luzula* und *Polytrichum* steigt der Zuckergehalt im Laufe der Vegetationsperiode kontinuierlich bis zu einem Höhepunkt im September (bei *Deschampsia* im Oktober) an. Nur zwei Monate später, also im November, hat der Zuckerspiegel bei *Luzula* und *Polytrichum* bereits wieder um mehr als die Hälfte abgenommen, liegt aber dann immer noch höher als im Mai.

Das vegetationszeitliche Maximum der Mono- und Disaccharidgehalte wird bei Sprossen von *Polygonatum*, sieht man einmal von dem niedrigen Augustwert ab, offenbar bereits im Frühsommer erreicht. Die Gehalte in den oberirdischen Organen von *Oxalis* verhalten sich umgekehrt: Einem sommerlichen Zuckerminimum stehen hohe Mai- und Novemberwerte gegenüber.

Der Vergleich unterirdischer Organe der verschiedenen Arten ergibt Gemeinsamkeiten zwischen *Oxalis* und *Polygonatum* einerseits und *Deschampsia* und *Luzula* andererseits. Rhizome und Wurzeln des erstgenannten Artenpaares enthalten größte Zuckermengen zu Beginn und am Ende der Vegetationsperiode bei vergleichsweise

niedrigen Werten in den Monaten Juli bis Oktober. Dagegen ist für die unterirdischen Organe von *Deschampsia* und *Luzula* ein Minimum der löslichen Kohlenhydrate in den Monaten Mai bis Juli charakteristisch. Bei *Deschampsia* schließt sich eine ständige, allerdings nur geringfügige Zunahme bis einschließlich November an, wohingegen die Kohlenhydratgehalte bei *Luzula*-Rhizomen und -Wurzeln nach einem ausgeprägten Septembermaximum im Herbst wieder absinken.

		Fruk- tose	Glu- kose	Saccha- rose	Summe	Anteil der Saccharose
<i>Deschampsia</i> <i>flexuosa</i>	u.	0,4	0,4	-	1,2	-
	o.	2,0	2,2	-	5,0	-
<i>Luzula</i> <i>albida</i>	u.	0,8	0,9	2,4	4,1	59
	o.	1,0	1,1	3,7	5,8	64
<i>Polytrichum</i> <i>formosum</i>	ntgr.	0,3	0,3	0,6	1,1	46
	gr.	0,9	1,2	2,4	4,5	53
<i>Oxalis</i> <i>acetosella</i>	u.	0,4	0,5	1,4	2,2	64
	o.	1,3	1,8	6,9	10,1	68
<i>Polygonatum</i> <i>verticillatum</i>	u.	1,4	0,7	2,1	4,2	50
	o.	3,0	4,5	3,5	11,0	32
<i>Fagus</i> <i>sylvatica</i>	Wu.	1,0	0,9	-	2,6	-
	Achs.	1,0	0,9	-	2,8	-
	Kbl.	4,4	4,4	-	8,8	-
	Bl.	1,4	1,8	-	4,4	-
<i>Sorbus</i> <i>aucuparia</i>	Wu.	0,2	0,2	-	0,4	-
	Achs.	0,4	0,5	-	0,9	-
	Bl.	0,6	0,8	-	1,4	-

Tabelle 11: Durchschnittliche Gehalte an löslichen niedermolekularen Kohlenhydraten (Fruktose, Glukose und Saccharose) in % der Trockensubstanz sowie die jeweiligen Saccharoseanteile (in %).

Der Mono- und Disaccharidgehalt der holzigen Organe von *Fagus* und *Sorbus* ist in seinem vegetationszeitlichen Gang mit dem der unterirdischen Teile von *Oxalis* und *Polygonatum* zu vergleichen. Die Blätter der Holzgewächse sind nur geringen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen.

Nachdem die löslichen Mono- und Disaccharide bisher nur summarisch behandelt wurden, soll anschließend auf das Verhalten der Einzelzucker eingegangen werden. Die Monosaccharide Fruktose und Glukose sind bei allen Arten während des gesamten Beobachtungszeitraumes nachzuweisen. Dagegen zeigt das Disaccharid Saccharose in seinem Verhalten größere artenmäßige und jahreszeitliche Unterschiede. Vier der untersuchten sieben Arten, *Oxalis*, *Polygonatum*, *Luzula* und *Polytrichum*, zeichnen sich in allen Organen durch einen relativ hohen Saccharosespiegel während der gesamten Vegetationsperiode aus. Bei *Deschampsia* und *Fagus* tritt Saccharose erst im Spätsommer und Herbst in Erscheinung, während sie bei *Sorbus aucuparia* nicht oder nur in geringen Spuren nachweisbar ist.

Der Anteil der Saccharose am Gesamtgehalt der löslichen Kohlenhydrate ist auch bei den vier ständig Saccharose führenden Arten unterschiedlich. Er liegt bei *Oxalis* mit einem durchschnittlichen Wert von 68% in den oberirdischen und 61% in den unterirdischen Organen am höchsten. Dagegen ist der Saccharoseanteil bei *Polygonatum* im Mittel mit 32% (oberirdisch) und 50% (unterirdisch) deutlich geringer. Die entsprechenden Werte lauten für *Luzula* 64% (oberirdisch) und 59% (unterirdisch) sowie für *Polytrichum* 53% (grüne Teile) und 51% (nichtgrüne Teile). Somit macht bei diesen vier Arten der Saccharoseanteil meist durchschnittlich etwa die Hälfte bis zwei Drittel der löslichen niedermolekularen Kohlenhydrate aus.

Allerdings sind die Anteile in den einzelnen Monaten großen Schwankungen unterworfen (Abbildung 11). Hervorgehoben werden soll, daß bei unterirdischen und nichtgrünen Teilen von *Luzula*, *Oxalis* und

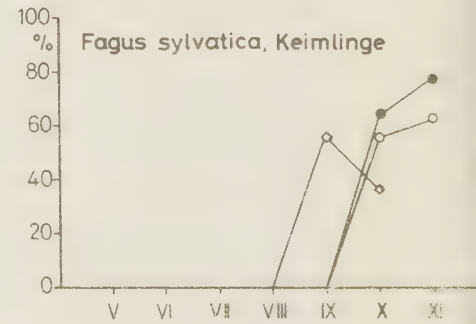
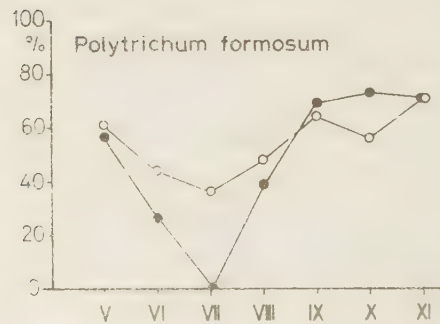
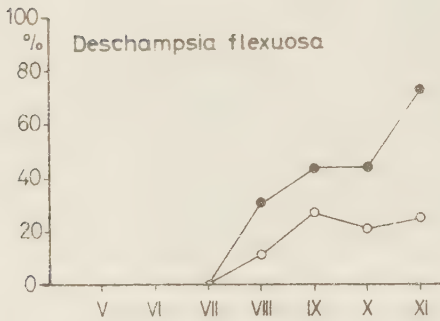
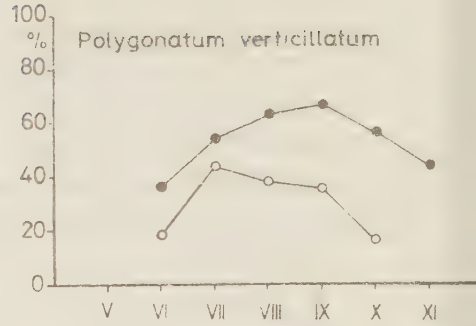
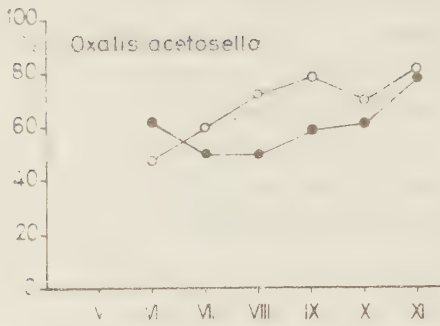


Abb. 11

Anteil der Saccharose an der Fraktion löslicher niedermolekularer Kohlenhydrate

● unterirdische (bzw. nichtgrüne) Teile

○ oberirdische (bzw. grüne) Teile, bzw. Sprossachsen

◇ Laubblätter

Polytrichum der Saccharoseanteil während der Sommermonate Juli und August, z. T. auch im Juni, einen Tiefstand erreicht. Die im Vergleich dazu hohen Anteile im Mai (bzw. Juni) werden von den Werten gegen Ende der Vegetationsperiode (Oktober und November) noch übertroffen. Die nur zeitweise Saccharose führenden Arten Deschampsia und Fagus passen in dieses Schema insofern hinein, als in den unterirdischen Teilen die Saccharose ebenfalls im Oktober und November hohe Anteile an den Gesamtzuckern aufweist.

Ein entgegengesetzter Kurvenverlauf mit einem Sommermaximum und niedrigen Anteilen im Frühjahr und Herbst charakterisiert die unter- und oberirdischen Organe von Polygonatum. Die Veränderungen der Saccharoseanteile verlaufen in ober- und unterirdischen Teilen auch bei den anderen Arten etwa gleichgerichtet. Ausnahmen stellen Oxalis und Luzula dar, bei denen der Saccharoseanteil in den Sprossen im Mai ein Minimum aufweist.

Glukose und Fruktose sind in den unterirdischen Teilen durchschnittlich in etwa gleichen Mengen vorhanden (Tabelle 11). Lediglich in den Rhizomen und Wurzeln von Polygonatum hat die Fruktose ein deutliches Übergewicht. In den oberirdischen Organen treten Fruktose und Glukose häufig ebenfalls in gleichen Mengen auf. Die Glukose kann aber auch, wie bei Oxalis und Polygonatum, eine führende Stellung einnehmen. Es soll noch angemerkt werden, daß Galaktose als drittes freies Monosaccharid in Sprossen von Deschampsia und Polygonatum während der gesamten Vegetationsperiode, allerdings nur in geringen Spuren, nachzuweisen ist.

4.1.5.1.2. Gehalt an löslichen Oligo- und Polysacchariden

Die Mehrzahl der untersuchten Arten enthält nur Spuren löslicher Oligo- und Polysaccharide (Tabelle 12). Qualitativ sind neben Fruktose und Glukose fast immer auch geringe Mengen von Galaktose

und Arabinose, manchmal auch von Xylose und Rhamnose im hydrolysierten Alkohol-Wasser-Extrakt nachzuweisen.

Größere Mengen löslicher höhermolekularer Kohlenhydrate werden in unterirdischen Organen von *Deschampsia* und *Polygonatum* gespeichert (Abbildung 10). Besonders auffällig ist der hohe Gehalt dieser Teilfraktion bei *Polygonatum*-Rhizomen und -Wurzeln, wo stets mindestens die Hälfte der Trockensubstanz aus solchen Speicherkohlenhydraten besteht. Während des Sommers werden sogar Werte um 60% erreicht. Neben der Fruktose, die den weitaus größten Anteil besitzt, treten Glukose mit einem rund 10%igen sowie Rhamnose mit einem 2- bis 3%igen Anteil auf, Xylose ist in Spuren nachweisbar. Aus dem hohen Fruktosegehalt läßt sich schließen, daß es sich bei den gespeicherten Kohlenhydraten zumindest vorwiegend um Fruktosane handelt.

Auch bei *Deschampsia* werden in unterirdischen Organen offensichtlich Fruktosane gespeichert, allerdings in einem verglichen mit *Polygonatum* viel geringerem Umfang. Außer Fruktose kommen noch Glukose und meist auch Spuren von Galaktose vor.

Die Sprosse beider Arten enthalten ebenfalls lösliche höhermolekulare Kohlenhydrate, deren Gehalt sich aber im Vergleich zu den unterirdischen Organen recht bescheiden ausnimmt; die Höchstwerte liegen nur bei 4%. Außer Fruktose und Glukose treten in geringen Mengen Galaktose und Arabinose, bei *Polygonatum* auch Rhamnose auf. Bei der Darstellung dieser Kohlenhydratgehalte in Abbildung 10 ist nur der Anteil der Fruktose und Rhamnose besonders gekennzeichnet. Der weiße Säulenanteil stellt also die Summe von Glukose und den übrigen Monosacchariden dar.

Eine Entscheidung darüber, ob die monomeren Kohlenhydrate der Sprosse aus Oligo- oder Polysacchariden stammen, ist nicht sicher möglich. Wegen der geringen Fruktoseanteile ist jedoch eher anzunehmen, daß sie zum größeren Teil Bausteine von Oligosacchariden sind.

Deschampsia flexuosa		Luzula albida		Polytrichum formosum		Oxalis acetosella		Polygonatum verticillatum	
u.	o.	u.	o.	ntgr.	gr.	u.	o.	u.	o.
3,2	1,1	0,3	0,3	0,5	0,5	0,8	0,6	55,4	3,0

Fagus sylvatica				Sorbus aucuparia		
Wu.	Achs.	Kbl.	Bl.	Wu.	Achs.	Bl.
0,4	0,6	0,1	0,4	0,5	0,3	0,2

Tabelle 12: Durchschnittliche Gehalte an löslichen Oligo- und Polysacchariden (in % der Trockensubstanz).

4.1.5.1.3. Vergleich der beiden löslichen Kohlenhydratteilfraktionen

In Abbildung 10 sind zusätzlich zu Oligo- und Polysacchariden auch die Mengen der Mono- und Disaccharide und damit die Gesamtgehalte löslicher Kohlenhydrate dargestellt. Daraus geht hervor, daß bei beiden Arten in den unterirdischen Organen hauptsächlich höhermolekulare Kohlenhydrate gespeichert werden, während in den Sprossen die niedermolekularen Zucker überwiegen.

Beide Teilfraktionen verhalten sich während der Sommernunten in allen Organen weitgehend gleichsinnig. Dagegen machen sich zu Beginn und gegen Ende der Vegetationsperiode besonders bei den unterirdischen Organen gegenläufige Tendenzen bemerkbar. So erfolgt etwa bei Deschampsia-Wurzeln bereits von Mai an ein allmählicher aber stetiger Anstieg der niedermolekularen Kohlenhydrate, wohingegen die Fruktosangehalte bis zum Juli starke Einbußen erleiden und dann erst anzusteigen beginnen. Entsprechend wächst der Anteil der niedermolekularen Zucker an den Gesamtkohlenhydraten beginnend mit 13% im Mai an auf 41% bis 45% im Sommer.

Er fällt im Herbst aber wieder auf 27% zurück, da die Fruktosangehalte eine größere Zunahme als die Mono- und Disaccharidgehalte verzeichnen können.

Auch bei *Deschampsia*-Sprossen ist im Mai und November ein geringerer Anteil der niedermolekularen Zucker an den Gesamtkohlenhydraten auffällig (74% im Mai und 60% im November gegenüber 88 bis 96% in den Sommermonaten).

Bei *Polygonatum*-Rhizomen und -Wurzeln erfolgen die anteilmäßigen Veränderungen in genau umgekehrter Weise. Im Juni und November erreichen die Mono- und Disaccharide mit 12 bzw. 10% ihre höchsten Anteile und sind in den anderen Monaten nur zu 5 bis 6% an den Gesamtkohlenhydraten beteiligt. Diese Verschiebungen erklären sich dadurch, daß beide Teilfraktionen ihre entgegengesetzten Extremwerte gleichzeitig im Juni und November erreichen.

4.1.5.2. Stärkegehalt

Die 7 untersuchten Arten zeigen hinsichtlich ihres Stärkegehaltes große quantitative Unterschiede. Bei *Deschampsia* und *Polygonatum* als Fruktosane speichernde Arten sowie bei *Polytrichum* ist die Stärkebildung außerordentlich gering und praktisch auf grüne Pflanzenteile beschränkt. *Deschampsia* und *Polygonatum* enthalten mit Werten von meist unter 0,5% nur Spuren von Stärke (Tabelle 13). Dagegen können bei *Polytrichum* zeitweise auch Werte bis zu 1% beobachtet werden.

Von den ausgesprochen stärkepeichernden Arten *Fagus*, *Oxalis* und *Sorbus* hebt sich *Luzula* deutlich ab, die nur im Spätsommer bzw. Herbst (in unterirdischen Organen) mehr als 2% Stärke enthält (Abbildung 12). Im Mittel betragen bei dieser Art die Gehalte unterirdischer Teile 1,7% bzw. 0,8% in oberirdischen Organen (Tabelle 13).

Diese bereits hier angedeutete besondere Rolle der unterirdischen

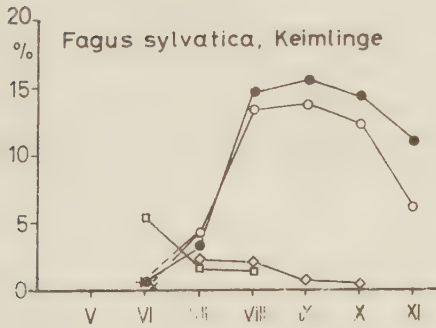
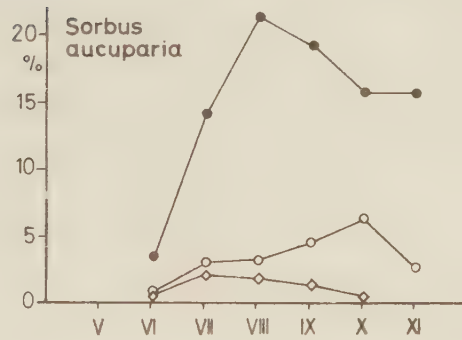
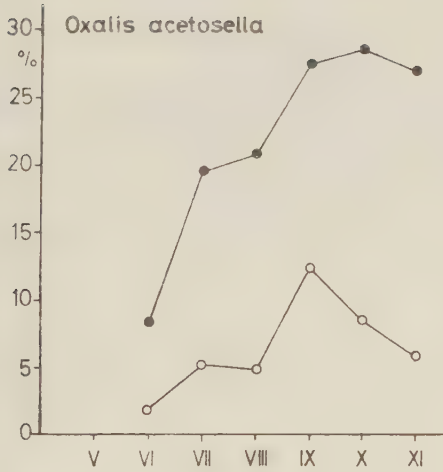


Abb. 12

Stärkegehalt

in % der Trockensubstanz

- unterirdische Teile
- oberirdische Teile (bzw. Sproßachsen)
- ◇ Laubblätter
- Keimblätter
- × Hypokotyl
- + Epikotyl

Organe bei der Stärkespeicherung ist bei den übrigen drei Arten wesentlich deutlicher zu erkennen. Als bestes Beispiel kann *Oxalis* genannt werden, bei der die Stärkegehalte der Rhizome und Wurzeln im Mittel bei 22% liegen. Die entsprechenden Werte lauten für *Fagus*-Wurzeln 10% und 15% für *Sorbus*-Wurzeln. Eine hohe Speicherkapazität haben auch *Fagus*-Sprossachsen, wohingegen diese Organe bei *Sorbus* weniger bedeutend sind.

Bei den oberirdischen grünen Teilen, die vergleichsweise geringe Mengen enthalten, führen *Oxalis*-Blätter aber immerhin durchschnittlich noch 6,4% Stärke. *Fagus*-Keimblätter folgen mit 2,8%, während die Laubblätter der Holzgewächse nur etwa 1,5% erreichen.

<i>Deschampsia flexuosa</i>		<i>Luzula alba</i>		<i>Polytrichum formosum</i>		<i>Oxalis acetosella</i>		<i>Polygonatum verticillatum</i>	
u.	o.	u.	o.	ntgr.	gr.	u.	o.	u.	o.
0,2	0,6	1,7	0,8	0,7	0,8	22,0	6,4	0,0	0,2

<i>Fagus sylvatica</i>				<i>Sorbus aucuparia</i>		
Wu.	Achs.	Kbl.	Bl.	Wu.	Achs.	Bl.
10,0	10,0	2,8	1,4	14,9	3,4	1,3

Tabelle 13: Durchschnittliche Stärkegehalte (in % der Trockensubstanz).

Der Stärkegehalt unterliegt deutlichen jahreszeitlich bedingten Veränderungen. Mit Ausnahme der Blätter von *Fagus* und *Sorbus* steigen in allen Organen die Gehalte im Frühsommer steil an, um in den Monaten August, September oder Oktober den Kulminationspunkt zu erreichen. Ein Teil dieser dann sehr großen Stärkereservoirs geht allerdings in den darauffolgenden Monaten wieder verloren. *Sorbus*- und *Fagus*-Blätter haben bereits im Juli, die Kotyledonen der Buchenkeimlinge sogar schon im Juni, ihr Stärke-

maximum, auf das ein kontinuierlicher Abfall folgt.

4.1.5.3. Hemicellulosegehalt

Die Hemicellulosen sind je nach Art in unterschiedlichem Maße am Aufbau der einzelnen Organe beteiligt (Abbildung 13). Bei den meisten Arten (*Deschampsia*, *Fagus*, *Luzula*, *Oxalis* und *Polytrichum*) ist der Hemicellulosegehalt in den unterirdischen (bzw. nichtgrünen) Organen mehr oder weniger deutlich höher als in den oberirdischen. Die durchschnittlichen o./u.-Quotienten dieser Arten lauten in entsprechender Reihenfolge: 0,8, 0,8, 0,7, 0,7, 0,9. Dagegen überwiegen bei *Sorbus* und *Polygonatum* zumeist die Hemicellulosegehalte der oberirdischen Teile (Werte der o./u.-Quotienten 1,4 bzw. 1,2).

Die an Hemicellulosen reichsten Arten sind *Luzula* und *Deschampsia*, bei denen die Gehalte unterirdischer Organe zumeist bei 14% bzw. 10% und die oberirdischer bei 10% bzw. 8% liegen (Tabelle 14). Weit geringer ist der Hemicellulosegehalt der anderen Arten. Werte zwischen 4 und 5% sind charakteristisch für *Polytrichum*, wohingegen die beiden krautigen Arten *Oxalis* und *Polygonatum* sowie die Holzarten *Fagus* und *Sorbus* zumeist nur Werte im Bereich von 2 bis 4% erreichen.

<i>Deschampsia flexuosa</i>		<i>Luzula albida</i>		<i>Polytrichum formosum</i>		<i>Oxalis acetosella</i>		<i>Polygonatum verticillatum</i>	
u.	o.	u.	o.	ntgr.	gr.	u.	o.	u.	o.
10,3	8,4	14,5	10,8	4,6	4,3	4,2	3,1	2,4	2,8

<i>Fagus sylvatica</i>				<i>Sorbus aucuparia</i>		
Wu.	Achs.	Kbl.	Bl.	Wu.	Achs.	Bl.
2,4	2,2	2,5	1,8	2,4	2,5	3,4

Tabelle 14: Durchschnittliche Hemicellulosegehalte (in % der Trockensubstanz).

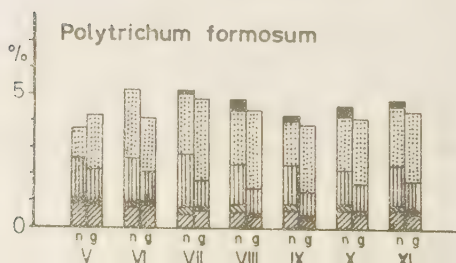
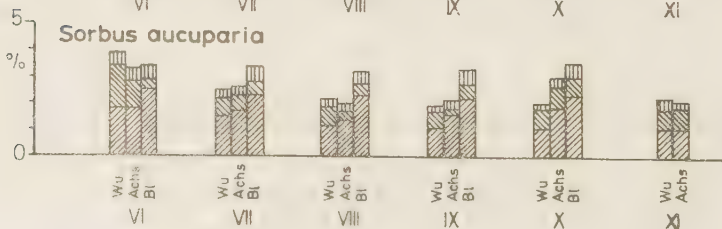
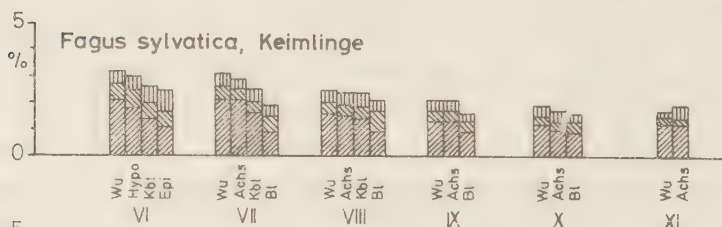
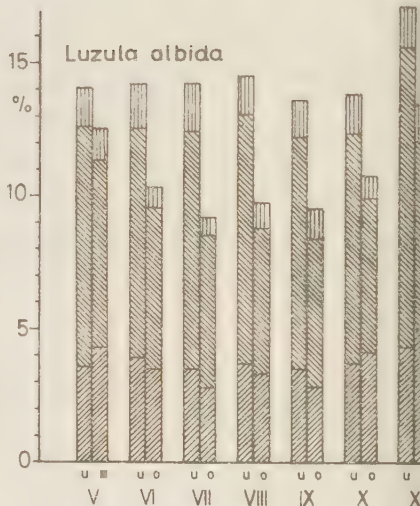
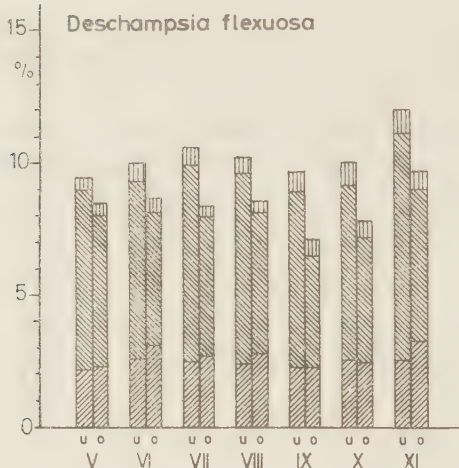
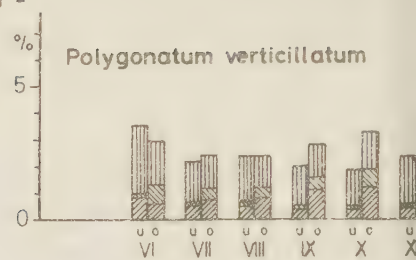
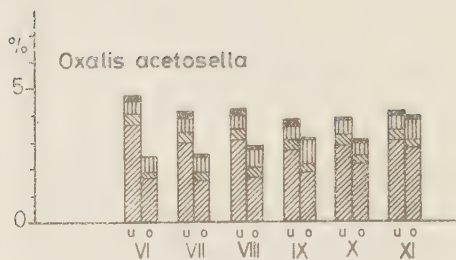
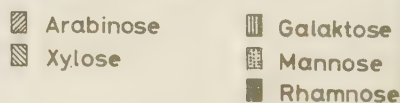


Abb. 13
Hemicellulosegehalt
in % der Trockensubstanz



Die Unterschiede zwischen den Werten einzelner Monate sind meist geringfügig, zumindest sind nur selten eindeutig jahreszeitlich bedingte Veränderungen zu beobachten. Bei unterirdischen Organen (mit Ausnahme von *Deschampsia* und *Luzula*) setzt anscheinend nach hohen Juniwerten eine abnehmende Tendenz ein, die aber im September oder Oktober zum Stillstand kommen und sogar wieder rückläufig werden kann. Ähnliches gilt auch für die Sproßachsen der Holzpflanzen. Die oberirdischen Organe lassen eher zunehmende (*Oxalis* und *Polygonatum*) oder in etwa gleichbleibende Tendenzen (*Fagus*- und *Sorbus*-Blätter) vermuten. Für *Deschampsia* und *Luzula* sind niedrige Gehalte im Sommer und Frühherbst bei deutlichen November-Höchstwerten charakteristisch.

Interessantere Aspekte bietet die qualitative Zusammensetzung der Hemicellulosen. In Tabelle 15 sind die durchschnittlichen Anteile der einzelnen Zucker an den Hemicellulosengehalten in Prozent berechnet und nach Pentosen- und Hexosenzucker getrennt aufgelistet. Dabei lassen sich zwei Gruppen unterscheiden:

Arten mit stärkerem Überwiegen von Pentosen (*Deschampsia*, *Luzula*, *Oxalis*, *Fagus* und *Sorbus*) sowie Arten mit geringerem Pentosen- und entsprechend höherem Hexosenanteil (*Polytrichum* und *Polygonatum*). Innerhalb der ersten Gruppe läßt sich noch differenzieren zwischen *Deschampsia* und *Luzula*, bei denen die Hexosen nur maximal bis zu 10% als Hemicellulosenbestandteile auftreten und den übrigen drei Arten (*Oxalis*, *Fagus* und *Sorbus*), wo Hexosen schon bis zu einem Viertel der Hemicellulosen ausmachen können. Bei *Polytrichum* und *Polygonatum*-Wurzeln sind dagegen Hexosen mit mindestens 75% vertreten und Pentosen entsprechend weniger bedeutsam. Bei *Polygonatum*-Sprossen halten sich beide Zuckerarten etwa die Waage.

Die Pentosen- sowie die Hexosenanteile sind häufig in den verschiedenen Organen einer Pflanzenart gleich groß (*Deschampsia*, *Luzula*, *Polytrichum*). Bei *Fagus* und *Sorbus* enthalten die Laubblätter allerdings 3 bis 5% mehr Hexosen als die holzigen Wurzeln und Sproßachsen. Ein ähnlicher Unterschied besteht bei *Oxalis* zwischen un-

ter- und oberirdischen Organen, während bei *Polygonatum*, wie bereits erwähnt, noch größere Differenzen festzustellen sind.

		Pentosen			Hexosen			
		Xylose	Arabi- nose	Sum- me	Galak- tose	Man- nose	Rham- nose	Sum- me
<i>Deschampsia</i>	u.	69	24	93	7			7
<i>flexuosa</i>	o.	61	32	93	7			7
<i>Luzula</i>	u.	63	26	89	10			10
<i>albida</i>	o.	56	34	90	9			9
<i>Polytrichum</i>	ntgr.	4	15	19	35	43	4	82
<i>formosum</i>	gr.	2	16	18	23	58	-	81
<i>Oxalis</i>	u.	10	74	84	12		5	17
<i>acetosella</i>	o.	10	65	75	23		3	26
<i>Polygonatum</i>	u.	4	21	25	75			75
<i>verticillatum</i>	o.	21	32	53	46			46
	Wu.	17	67	84	17			17
<i>Fagus</i>	Achs.	14	67	81	19			19
<i>sylvatica</i>	Kbl.	19	58	77	23			23
	Bl.	28	50	78	22			22
	Wu.	33	54	87	13			13
<i>Sorbus</i>	Achs.	24	64	88	12			12
<i>aucuparia</i>	Bl.	15	69	84	15			15

Tabelle 15: Durchschnittliche Zusammensetzung der Hemicellulosen (Anteile der einzelnen Zucker in % der Gesamthemicellulosen).

Weniger einheitlich ist das Bild, wenn man die Anteile der einzelnen Zucker selbst vergleicht. Bei den Arten der ersten Gruppe (überwiegender Pentosenanteil) ist in zwei Fällen (*Deschampsia* und *Luzula*) Xylose der mengenmäßig bedeutendste Zucker, während bei *Oxalis*, *Fagus* und *Sorbus* die Arabinose überwiegt. *Polytrichum* enthält an erster Stelle Mannose, die bei anderen Arten überhaupt nicht oder nur als Spuren als Hemicellulosenzucker anzutreffen ist. Bei *Polygonatum* schließlich ist Galaktose der wichtigste Zucker der Hemicellulosen. Rhamnose spielt nur bei *Polytrichum* und *Oxalis* ei-

ne bescheidene Rolle und ist sonst nur, ebenso wie Glukose, in Spuren nachweisbar. Die Anteile der einzelnen Zucker in den verschiedenen Organen sind artmäßig so unterschiedlich, daß keine allgemeineren Aussagen gemacht werden können. Auch aus den jahreszeitlichen Veränderungen der Anteile einzelner Zucker sind keine deutlichen und einheitlichen Tendenzen ablesbar.

4.1.5.4. Cellulosegehalt

Bei der Cellulose sind die organspezifischen Unterschiede genau wie bei den Hemicellulosen nicht gleichartig ausgeprägt (Abbildung 14). Die Quotienten der durchschnittlichen Gehalte ober- und unterirdischer Organe (bzw. bei Holzgewächsen das Verhältnis der mittleren Werte von Blättern und Wurzeln) liegen bei *Oxalis*, *Polytrichum* und *Fagus* bei 1 oder nur unwesentlich darüber und weichen auch bei *Deschampsia* und *Luzula* mit 0,9 und 0,8 nur wenig zugunsten der unterirdischen Organe davon ab. Extreme Unterschiede treten dagegen bei *Polygonatum* mit einem Quotienten von 3,7 und *Sorbus* mit nur 0,3 auf. Der Vergleich verholzter Sproßachsen und Wurzeln bei *Sorbus* und *Fagus* zeigt für die Sproßachsen im Mittel um 30 bis 40% höhere Werte.

Die durchschnittlichen Cellulosegehalte der einzelnen Arten und Organe sind in Tabelle 16 zusammengestellt.

<i>Deschampsia flexuosa</i>		<i>Luzula albida</i>		<i>Polytrichum formosum</i>		<i>Oxalis acetosella</i>		<i>Polygonatum verticillatum</i>	
u.	o.	u.	o.	ntgr.	gr.	u.	o.	u.	o.
32,5	28,8	33,3	27,8	30,2	30,6	11,1	12,1	4,5	16,5
<i>Fagus sylvatica</i>				<i>Sorbus aucuparia</i>					
Wu.	Achs.	Kbl.	Bl.	Wu.	Achs.	Bl.			
15,4	21,0	10,7	15,6	25,5	32,5	8,5			

Tabelle 16: Durchschnittliche Cellulosegehalte (in % der Trockensubstanz).

Bei den krautigen Arten heben sich *Deschampsia*, *Luzula* und *Polytrichum* durch hohe Werte deutlich von *Oxalis* und *Polygonatum* ab. Die Wurzeln der Holzgewächse sind zwar cellulosereicher als die unterirdischen Organe der beiden zuletzt genannten Kräuter, erreichen aber nicht die hohen Cellulosegehalte entsprechender Organe bei *Deschampsia*, *Luzula* und *Polytrichum*. *Sorbus*-Blätter und *Fagus*-Kotyledonen sind die celluloseärmsten Organe überhaupt (neben *Polygonatum*-Rhizomen und -Wurzeln). Im Verlauf der Vegetationsperiode verändern sich die Cellulosegehalte meist nur geringfügig oder zumindest uneinheitlich. Wenn man von einzelnen etwas abweichenden Werten einmal absieht, lassen sich jedoch in einigen Fällen zunehmende (*Polygonatum*-Sprosse, unter- und oberirdische Organe von *Deschampsia* und *Luzula*), in anderen Fällen dagegen abnehmende Tendenzen vermuten (*Oxalis*, unterirdische Organe, *Fagus*-Blätter, *Sorbus*-Wurzeln).

Die Cellulosefraktion, die ja nach dem in Abschnitt 3.4.5.3. beschriebenen Extraktionsschema gewonnen wurde und entsprechend definiert ist, enthält, wie aus Abbildung 14 deutlich hervorgeht, überwiegend Glukose. Ihr sind aber in unterschiedlichen Mengen und Kombinationen die bereits bei den Hemicellulosen erwähnten verschiedenen Zucker beigemischt. Tabelle 17 gibt die durchschnittliche qualitative und quantitative Zusammensetzung der Cellulosefraktion der einzelnen Arten und Organe wieder.

Im Unterschied zu den Hemicellulosen besteht die Cellulosefraktion in allen untersuchten Fällen überwiegend aus Hexosezuckern. Bei *Polytrichum*, *Oxalis* und unterirdischen Organen von *Polygonatum* erreichen Pentosen noch nicht einmal einen 10%igen Anteil. Häufig liegt er jedoch zwischen 15% und 25% und erreicht nur bei *Deschampsia* (unterirdische Organe) auch 30%. In den meisten Fällen ist der Pentosenanteil in den unterirdischen Organen anscheinend etwas höher als in den oberirdischen Organen.

Während es sich bei den Pentosezuckern zumeist ausschließlich um Xylose handelt (Arabinose ist in bescheidenen Mengen bei *Deschampsia* und *Luzula* nachzuweisen), treten als Hexosezucker neben Glu-

kose in geringen Mengen immer Galaktose, zumeist auch Mannose (bei den Arten, die keine Arabinose enthalten) und bei *Polytrichum* auch Rhamnose auf. In Abbildung 14 sind die geringen Galaktosemengen bei *Oxalis* und *Polygonatum* nicht dargestellt.

		Pentosen			Hexosen				
		Xylo- se	Ara- binose	Sum- me	Gluk- kose	Galak- tose	Man- nose	Rham- nose	Sum- me
<i>Deschampsia</i>	u.	28	2	30	70	1	-	-	71
<i>flexuosa</i>	o.	19	2	21	79	1	-	-	80
<i>Luzula</i>	u.	24	2	26	73	1	-	-	74
<i>albida</i>	o.	23	1	24	74	1	-	-	75
<i>Polytrichum</i>	ntgr.	3	-	3	62	6	27	2	97
<i>formosum</i>	gr.	2	-	2	63	5	29	2	99
<i>Oxalis</i>	u.	8	-	8	85	3	4	-	92
<i>acetosella</i>	o.	3	-	3	92	2	3	-	97
<i>Polygonatum</i>	u.	7	-	7	87	2	4	-	93
<i>verticillatum</i>	o.	13	-	13	83	1	2	-	86
	Wu.	15	-	15	80	3	3	-	86
<i>Fagus</i>	Achs.	20	-	20	76	2	2	-	80
<i>sylvatica</i>	Kbl.	7	-	7	84	4	5	-	93
	Bl.	19	-	19	76	3	3	-	82
<i>Sorbus</i>	Wu.	22	-	22	76	1	1	-	78
<i>aucuparia</i>	Achs.	23	-	23	74	1	2	-	77
	Bl.	12	-	12	80	5	4	-	89

Tabelle 17: Durchschnittliche Zusammensetzung der Cellulose (Anteile der einzelnen Zucker in % der Gesamtcellulose).

Glukose ist fast immer mit einem Anteil von mindestens 70% wichtigster Bestandteil der Cellulosefraktion. Aufgrund der auffällig hohen (fast 30%igen) Mannoseanteile erreicht die Glukose bei *Polytrichum* nur eine Beteiligung von etwa 63%. Bei dieser Art findet man auch die vergleichsweise höchsten Galaktoseanteile aller Arten.

Dem bereits erwähnten leichten Übergewicht der Pentosen in den unterirdischen Organen entspricht ein höherer Hexosenanteil in den oberirdischen Teilen, der in erster Linie auf einen höheren Gluko-

seanteil zurückzuführen ist.

Die jahreszeitlich bedingten Veränderungen der jeweiligen Kohlenhydratanteile sind unerheblich und ohne eindeutige Tendenz.

4.1.5.5. Holocellulosegehalt

Als Holocellulose bezeichnet man üblicherweise den pektin- und ligninfreien Rückstand aus Zellwandmaterial, der Hemicellulosen und Cellulose zusammen umfaßt. Trotz der in dieser Arbeit andersartigen Bestimmungsmethode (Hemicellulosen und Cellulose wurden aus ligninhaltigem Material extrahiert) erscheint es gerechtfertigt, Hemicellulosen und Cellulose als Holocellulose zusammenfassend zu behandeln.

Diese Zellwand-Polysaccharide sind bei *Deschampsia* und *Luzula* besonders stark am Aufbau der unterirdischen Organe beteiligt. Bei *Polytrichum* und *Oxalis* halten sie sich in beiden untersuchten Pflanzen-Teilfraktionen etwa die Waage, während sie bei der fünften krautigen Art (*Polygonatum*) in den oberirdischen Organen überwiegen (Tabelle 18). Bei den Holzgewächsen sind besonders die Sprossachsen durch hohe Gehalte ausgezeichnet, während Kotyledonen und Blätter nur relativ wenig Zellwand-Polysaccharide aufweisen. Bei drei Arten, *Deschampsia*, *Luzula* und *Polytrichum*, macht die Holocellulose in allen Organen mindestens ein Drittel, z. T. weit mehr als 40% aus. *Oxalis* und *Polygonatum* sind dagegen bedeutend ärmer an Holocellulose.

Für die vegetationszeitliche Veränderlichkeit der Holocellulosegehalte gilt das bereits bei der Besprechung der Cellulosefraktion Gesagte.

Untersucht man schließlich noch die qualitative Zusammensetzung der gesamten Zellwand-Polysaccharide (Tabelle 19), so ergeben sich besonders hinsichtlich der Pentosen- und Hexosenzuckeranteile charakteristische Unterschiede. *Deschampsia* und *Luzula* haben

mit 37 bis 45% die höchsten Pentosenanteile, während die C₅-Zucker bei den anderen Arten nur höchstens 25% erreichen. Davon macht allerdings Sorbus mit Werten um 30% eine Ausnahme. Polytrichum führt besonders wenig Pentosenzucker (4 bis 5%).

Deschampsia flexuosa		Luzula albida		Polytrichum formosum		Oxalis acetosella		Polygonatum verticillatum	
u.	o.	u.	o.	ntgr.	gr.	u.	o.	u.	o.
42,8	37,2	47,8	38,6	34,8	34,9	15,3	15,2	6,9	19,3

Fagus sylvatica				Sorbus aucuparia		
Wu.	Achs.	Kbl.	Bl.	Wu.	Achs.	Bl.
17,9	23,2	13,2	17,4	27,9	35,0	11,9

Tabelle 18: Durchschnittliche Holocellulosegehalte (in % der Trockensubstanz).

In den meisten Fällen ist Xylose mengenmäßig stärker vertreten als Arabinose, so besonders bei Deschampsia und Luzula. Unter den Hexosen überwiegt die Glukose bei weitem. Galaktose, Mannose und Rhamnose zusammen machen häufig nur etwa höchstens ein Zehntel aus. Nur in unterirdischen Organen von Polygonatum fallen mit Galaktose und bei Polytrichum mit Mannose auch andere C₆-Zucker stärker ins Gewicht.

Die vegetationszeitlichen Veränderungen der einzelnen Kohlenhydratanteile sind wenig auffällig. Am ehesten scheint die Xylose in unterirdischen Organen (so etwa bei Deschampsia, Luzula und Sorbus) einer gewissen Dynamik unterworfen zu sein, wobei etwas erhöhte Anteile im Frühjahr und Herbst auftreten können.

		Pentosen			Hexosen				
		Xylo- se	Arabi- nose	Sum- me	Glu- kose	Galak- tose	Man- nose	Rham- nose	Sum- me
Deschampsia	u.	38	7	45	53	2	-	-	55
flexuosa	o.	29	8	37	61	2	-	-	63
Luzula	u.	36	9	45	51	4	-	-	55
albida	o.	32	11	43	53	3	-	-	56
Polytrichum	ntgr.	3	2	5	54	10	29	3	96
formosum	gr.	2	2	4	55	7	32	2	96
Oxalis	u.	9	20	29	61	5	3	1	70
acetosella	o.	5	13	18	73	6	3	1	83
Polygonatum	u.	7	7	14	56	27	3	-	86
verticillatum	o.	14	5	19	71	8	2	-	81
	Wu.	15	9	24	69	4	3	-	76
Fagus	Achs.	19	6	25	69	4	2	-	75
sylvatica	Kbl.	9	11	20	68	8	4	-	80
	Bl.	20	5	25	69	4	2	-	75
Sorbus	Wu.	24	5	29	69	2	1	-	72
aucuparia	Achs.	23	5	28	68	2	2	-	72
	Bl.	13	19	32	57	8	3	-	68

Tabelle 19: Durchschnittliche Zusammensetzung der Holocellulose (Anteile der einzelnen Zucker in % der Holocellulose).

4.1.6. Ligningehalt

Ligninartige Verbindungen sind offensichtlich bevorzugt in unterirdischen (bzw. nichtgrünen Teilen) und in verholzten Organen lokalisiert (Abbildung 15 und Tabelle 20). Einzige Ausnahme stellt Polygonatum dar, bei dem die Sprosse durchschnittlich etwa dreieinhalbmal soviel Lignin enthalten wie die unterirdischen Organe.

Ligninreichste Art ist eindeutig Polytrichum, dessen nichtgrüne Teile zu einem Viertel aus ligninartigen Verbindungen bestehen. Was die übrigen krautigen Arten anbelangt, so unterscheiden sich Deschampsia und Luzula durch ihre höheren Ligningehalte deutlich von Oxalis und Polygonatum. Die unterirdischen Organe der letzteren

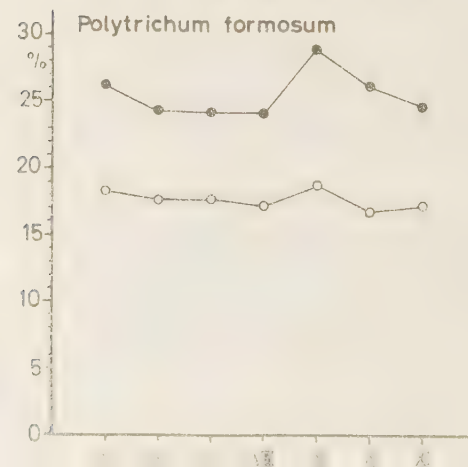
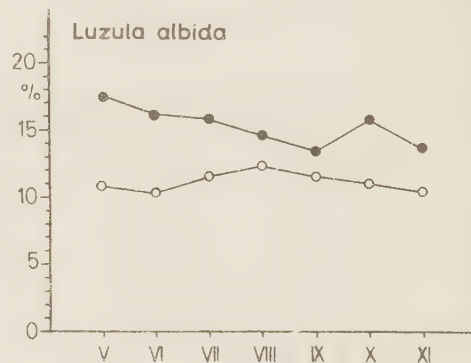
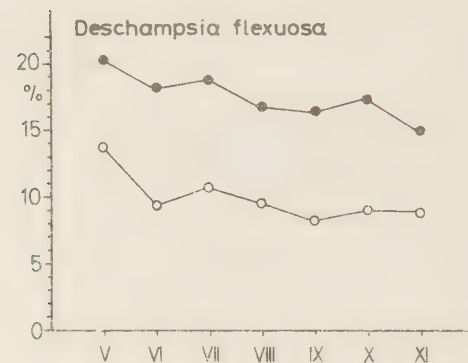
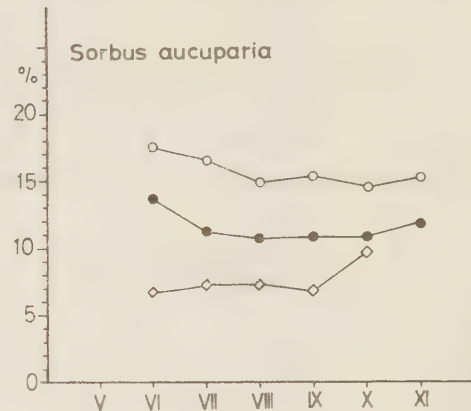
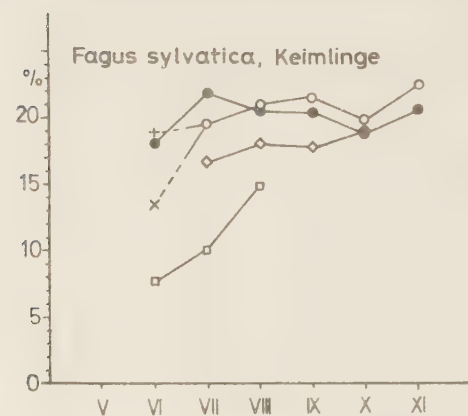
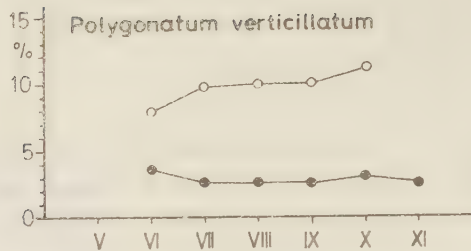
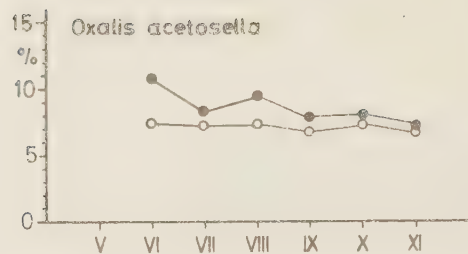


Abb. 15
Ligningehalt

in % der Trockensubstanz

- unterirdische (bzw. nichtgrüne) Teile
- oberirdische (bzw. grüne) Teile, bzw. Sproßachsen
- ◇ Laubblätter
- × Hypokotyl
- Keimblätter
- + Epikotyl

nannten Art sind mit durchschnittlich 2,9% die be. wertem lignin-
ärmsten überhaupt. Bei den Holzgewächsen enthalten die Sproß-
achsen beider Arten sowie die Wurzeln der Buchenkeimlinge rela-
tiv viel Lignin. Die Laubblätter beider Arten sind in ihren Lignin-
gehalten recht verschieden.

Deschampsia flexuosa		Luzula albida		Polytrichum formosum		Oxalis acetosella		Polygonatum verticillatum	
u.	o.	u.	o.	ntgr.	gr.	u.	o.	u.	o.
17,6	9,9	15,3	11,1	25,4	17,6	8,6	7,2	2,9	9,8

Fagus sylvatica			Bl.	Sorbus aucuparia		
Wu.	Achs.	Kbl.		Wu.	Achs.	Bl.
20,0	20,8	11,0	17,9	11,6	15,7	7,5

Tabelle 20: Durchschnittliche Ligningehalte (in % der Trockensubstanz).

Die vegetationszeitliche Dynamik der Ligningehalte ist relativ schwach ausgeprägt. Häufig sind die Werte aufeinanderfolgender Monate nur wenig voneinander verschieden. Bei unterirdischen Organen ist für mehrere Arten (Oxalis, Deschampsia, mit Einschränkungen auch bei Sorbus und Luzula) eine abnehmende Tendenz festzustellen. Besonders hoch liegen in diesen Fällen die Mai- bzw. Juniwerte. Demgegenüber sind die Ligningehalte oberirdischer Organe eher gleichbleibend (Oxalis und Luzula) oder aber ansteigend in ihren Tendenzen (Polygonatum, Fagus-Kotyledonen und -Blätter, Sorbus-Blätter). Abweichend davon kann für Deschampsia-Sprosse und Sorbus-Sproßachsen eine Abnahme während der Vegetationsperiode angenommen werden. Zumindest überragt auch hier wieder der Mai- bzw. Juniwert deutlich die Werte der nachfolgenden Monate.

4.2 Die stoffliche Zusammensetzung der Krautschicht

4.2.1. Biomasse und Stoffproduktion der Krautschicht

In Tabelle 21 sind die monatlichen Biomassewerte (auf Basis der Trockengewichte) aller untersuchten Arten für die Vegetationsperiode 1970 zusammengestellt. Die Zahlen für *Deschampsia*, *Luzula*, *Oxalis* und *Fagus* entstammen den Untersuchungen von EBER (mündliche Mitteilung), wobei die Werte für Anfang Oktober und November durch Interpolieren bestimmt wurden.

Für *Polytrichum*, dessen Biomasse sich im Verlauf der Vegetationsperiode vermutlich nicht allzu sehr verändert, liegt für 1970 nur eine einmalige Biomassebestimmung von EBER (mündliche Mitteilung) vor. Dieser Wert kann allerdings nur als Näherungswert betrachtet werden, da zwar die Flächendeckung des Mooses ziemlich genau feststellbar ist (sie liegt nahe bei 1%), die Gewichtsbestimmungen verschiedener Moospolster aber sehr unterschiedliche Werte lieferten. Der für alle Monate eingesetzte Wert von 33,5 kg/ha für die Biomasse des Mooses ist, wie eigene Untersuchungen aus vorhergehenden Jahren vermuten lassen, keineswegs als zu hoch, eher als zu niedrig anzusehen.

Die Gesamtbiomasse der Krautschicht unter Einschluß von *Polytrichum* (Tabelle 21) beträgt im Mittel etwa 56 kg/ha, wobei die unterirdischen Teile mit 34 kg/ha, das entspricht etwa 60%, einen größeren Anteil daran haben als die oberirdischen mit 22 kg/ha entsprechend 40%. Sehr auffällig ist die ungleiche Bedeutung der einzelnen Arten für die Gesamtbiomasse. *Polytrichum* ist, wenn man die nichtgrünen Teile als unterirdische Organe in Rechnung stellt, sowohl unter- als auch oberirdisch die dominierende Art und liefert für beide Teilmengen der Biomasse durchschnittlich einen etwa 60%igen Anteil. Etwa ein Viertel entfällt auf *Luzula*, während *Deschampsia* mit durchschnittlich 10% (9% unterirdisch und 12% oberirdisch) beteiligt ist. Die vier übrigen Arten zusammen erreichen noch nicht einmal 5% der Biomasse.

		Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt
Pt.	ntgr.	20,70	20,70	20,70	20,70	20,70	20,70	20,70	20,70
	gr.	12,80	12,80	12,80	12,80	12,80	12,80	12,80	12,80
	Summe	33,50	33,50	33,50	33,50	33,50	33,50	33,50	33,50
L.	u.	8,49	8,70	8,91	9,44	9,72	10,00	10,08	9,33
	o.	2,24	5,80	6,21	8,90	6,13	5,72	5,32	5,76
	Summe	10,73	14,50	15,12	18,34	15,85	15,72	15,40	15,09
D.	u.	1,52	3,15	3,63	3,51	3,39	2,97	2,53	2,96
	o.	1,14	2,21	2,56	3,19	3,38	3,22	3,06	2,68
	Summe	2,66	5,36	6,19	6,70	6,77	6,19	5,59	5,64
F.	Wu.	0,31	0,34	0,32	0,43	0,37	0,36	0,35	0,35
	Achs.	0,38	0,31	0,35	0,39	0,32	0,32	0,40	0,35
	Kbl.	0,00	0,10	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
	Bl.	0,00	0,12	0,20	0,20	0,16	0,15	0,00	0,12
	Summe	0,69	0,87	0,92	1,02	0,85	0,83	0,75	0,84
O.	u.	0,15	0,30	0,34	0,53	0,45	0,42	0,40	0,37
	o.	0,01	0,21	0,23	0,28	0,25	0,19	0,14	0,19
	Summe	0,16	0,51	0,57	0,81	0,70	0,61	0,54	0,56
Pg.	u.	0,30	0,30	0,35	0,44	0,44	0,52	0,50	0,41
	o.	0,00	0,07	0,07	0,08	0,09	0,07	0,00	0,05
	Summe	0,30	0,37	0,42	0,52	0,53	0,59	0,50	0,46
S.	Wu.	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07	0,07
	Achs.	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05
	Bl.	0,00	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,00	0,03
	Summe	0,12	0,15	0,15	0,15	0,15	0,15	0,12	0,15
	Summe u.+ntgr.	31,54	33,56	34,32	35,12	35,14	35,04	34,63	34,19
	Summe o.+gr.	16,62	21,70	22,55	25,92	23,21	22,55	21,77	22,05
	Summe gesamt	48,16	55,26	56,87	61,04	58,35	57,59	56,40	56,24

Tabelle 21: Biomasse der Krautschicht und der einzelnen Arten

während der Vegetationsperiode 1970 (in kg/ha).
In dieser und in den folgenden Tabellen bedeuten:
Pt. *Polytrichum formosum*, L. *Luzula albida*, D.
Deschampsia flexuosa, F. *Fagus sylvatica* (Keim-
linge und Jungpflanzen), O. *Oxalis acetosella*, Pg.
Polygonatum verticillatum, S. *Sorbus aucuparia*.

Die konstant hohen Biomassewerte von *Polytrichum* haben zur Folge, daß trotz der beachtlichen Dynamik der anderen Arten die Krautschichtbiomasse insgesamt keinen allzu großen vegetationszeitlichen Schwankungen unterworfen ist. Die Differenz zwischen niedrigster und höchster Biomasse, die in erster Näherung als jährliche Produktion angesehen werden kann, beträgt für unterirdische Teile nur 3,6 kg/ha, während sie bei oberirdischen Teilen mit 9,3 kg/ha deutlich größer ist. Die gesamte Produktion der Krautschicht kann damit auf ungefähr 12,9 kg/ha/Jahr geschätzt werden.

4.2.2. Aschegehalt der Krautschicht

Im Durchschnitt sind in der Krautschicht fast 2 kg Asche pro ha vorhanden, die sich in etwa gleichmäßig auf unter- und oberirdische Biomasse verteilen (Tabelle 22). Dies entspricht einem mittleren prozentualen Aschegehalt von nur 3% der unterirdischen, aber von 4,3% der oberirdischen Biomasse. Für die gesamte Krautschichtbiomasse beträgt der Gehalt 3,5%.

Polytrichum allein liefert mit durchschnittlich etwa 1 kg Asche pro ha zwar bereits ca. 50% der gesamten Aschemenge, ist aber damit gegenüber seinem Biomasseanteil von 60% unterrepräsentiert. Dies ist in erster Linie auf die grünen Teile zurückzuführen, die bei einem Biomasseanteil (oberirdisch) von 58% nur mit 42% an der Aschemenge oberirdischer Organe beteiligt sind. Entsprechend sind die Sprosse von *Luzula* und *Deschampsia* stärker vertreten. Sie erreichen zeitweise sogar einen 40%igen bzw. 20%igen Anteil am Aschegehalt oberirdischer Teile. Alle übrigen Arten sind mit insgesamt 3% nur unwesentlich beteiligt.

	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt
Pt. ntgr.	0,64	0,54	0,62	0,54	0,64	0,62	0,52	0,59
gr.	0,38	0,40	0,41	0,40	0,44	0,42	0,36	0,40
Summe	1,02	0,94	1,03	0,94	1,08	1,04	0,88	0,99
L. u.	0,30	0,31	0,32	0,34	0,30	0,31	0,35	0,32
o.	0,14	0,39	0,39	0,56	0,35	0,34	0,35	0,36
Summe	0,44	0,70	0,71	0,90	0,65	0,65	0,70	0,68
D. u.	0,05	0,10	0,11	0,11	0,12	0,08	0,08	0,09
o.	0,06	0,15	0,18	0,20	0,20	0,16	0,16	0,16
Summe	0,11	0,25	0,29	0,31	0,32	0,24	0,24	0,25
Ü. u.	0,02	0,03	0,03	0,04	0,03	0,03	0,04	0,03
o.	0,01	0,04	0,04	0,04	0,03	0,03	0,02	0,03
Summe	0,03	0,07	0,07	0,08	0,06	0,06	0,06	0,06
Summe u. + ntgr.	1,01	0,98	1,08	1,03	1,09	1,04	0,99	1,03
Summe o. + gr.	0,59	0,98	1,02	1,20	1,02	0,95	0,89	0,95
Summe insgesamt	1,60	1,96	2,10	2,23	2,11	1,99	1,88	1,98

Tabelle 22: Aschegehalt der Krautschicht und einzelner Arten (in kg/ha).
Unter Ü. sind in dieser und in den folgenden Tabellen die nicht einzeln aufgeführten Arten zusammengefaßt.

Der Aschegehalt der Krautschicht ist mit 1,6 kg/ha im Mai am niedrigsten und steigt bis zum August auf 2,2 kg/ha an. Der Zuwachs an Mineralstoffen beläuft sich also etwa auf 0,6 kg/ha, wovon allerdings bis zum Ende der Vegetationsperiode rund die Hälfte wieder verloren geht. Da der Aschegehalt der unterirdischen Teile weitgehend konstant ist, ist diese Dynamik auf die oberirdischen Organe beschränkt.

4.2.3. Gehalt der Krautschicht an stickstoffhaltigen Fraktionen

Die in der Krautschicht gebundenen Stickstoffmengen sind gering und betragen im Mittel nur 1,16 kg/ha. 0,85 kg/ha (das sind fast drei Viertel) davon liegen in Form von Proteinstickstoff vor (Tabelle 23). Während dieser je zur Hälfte auf die unter- und oberirdische Biomasse verteilt ist (damit ist der prozentuale Proteinstickstoffgehalt der oberirdischen Biomasse deutlich höher als der der unterirdischen), sind mehr als zwei Drittel des löslichen Stickstoffs in den unterirdischen Teilen lokalisiert. Der Anteil des löslichen Stickstoffs am Gesamtstickstoff ist daher in der unterirdischen Biomasse mit 33% deutlich höher als in der oberirdischen mit nur 19%. Die in der Biomasse vorhandenen absoluten Gesamtstickstoffmengen sind zwar unterirdisch größer, prozentual gesehen überwiegt aber der Gesamtstickstoff mit 2,4% gegenüber 1,8% in der oberirdischen Pflanzenmasse.

Die Anteile von Polytrichum an den einzelnen Stickstoff-Fraktionen stimmen zumeist nicht mit den Biomasseanteilen dieser Art überein. In den nichtgrünen Teilen sind die löslichen N-Verbindungen deutlich unterrepräsentiert, während die Protein-N-Gehalte überdurchschnittlich hoch liegen. Bei den grünen Teilen dagegen sind die Gehalte an löslichem N überhöht. Bei Luzula und Deschampsia sind vor allem die Protein-N-Gehalte unterirdischer Teile entsprechend herabgesetzt.

Die jahreszeitlichen Schwankungen der Gesamt-N- und Protein-N-Gehalte betreffen in erster Linie die oberirdischen Teile (Differenz zwischen Maximum und Minimum 0,19 kg/ha beim Ges.-N bzw. 0,18 kg/ha beim Protein-N). Bezogen auf die gesamte Krautschicht sind die Unterschiede geringer (0,14 kg/ha bzw. 0,16 kg/ha). Der Gehalt an löslichem Stickstoff ist oberirdisch im wesentlichen konstant, zeigt aber unterirdisch größere Schwankungen.

4.2.4. Proteingehalt der Krautschicht

Tabelle 24 zeigt die aus den Protein-N-Werten berechneten Proteingehalte. Mit durchschnittlich 5,36 kg/ha bestehen rund 10% der Krautschicht aus Proteinen, wobei die oberirdische Pflanzenmasse prozentual einen höheren Proteingehalt aufweist als die unterirdische (12% gegenüber 9%). Die Proteinproduktion kann auf etwa 1 kg/ha geschätzt werden.

	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt
Pt. ntgr.	2,15	2,07	2,16	1,82	1,98	1,91	1,59	1,95
gr.	1,56	1,55	1,54	1,50	1,50	1,58	1,46	1,53
Summe	3,71	3,62	3,70	3,32	3,48	3,49	3,05	3,48
L. u.	0,54	0,46	0,49	0,50	0,46	0,53	0,55	0,50
o.	0,31	0,85	0,81	1,09	0,71	0,66	0,58	0,71
Summe	0,85	1,31	1,30	1,59	1,17	1,19	1,13	1,21
D. u.	0,08	0,19	0,20	0,20	0,19	0,15	0,11	0,16
o.	0,15	0,37	0,39	0,42	0,42	0,38	0,31	0,35
Summe	0,23	0,56	0,59	0,62	0,61	0,53	0,42	0,51
Ü. u.	0,06	0,07	0,08	0,11	0,09	0,09	0,09	0,08
o.	0,03	0,11	0,11	0,12	0,09	0,08	0,05	0,08
Summe	0,09	0,18	0,19	0,23	0,18	0,17	0,14	0,16
Summe u.	2,83	2,79	2,93	2,63	2,72	2,68	2,34	2,69
+ ntgr.								
Summe o.	2,05	2,88	2,85	3,13	2,72	2,70	2,40	2,67
+ gr.								
Summeinsgesamt	4,88	5,67	5,78	5,76	5,44	5,38	4,74	5,36

Tabelle 24: Proteingehalt der Krautschicht und einzelner Arten (in kg/ha).

4.2.5. Lipidgehalt der Krautschicht

Von den durchschnittlich 2,19 kg Lipiden pro ha entfallen 1,32 kg (das sind 60%) auf die oberirdische Biomasse und nur 0,87 kg (40%) auf die unterirdische (Tabelle 25). Die prozentuale Lipidkonzentration beträgt damit in den unterirdischen Teilen nur etwa 2,5% gegenüber 6% in den oberirdischen.

	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt
Pt. ntgr.	0,64	0,64	0,70	0,73	0,64	0,66	0,66	0,67
gr.	0,82	0,87	0,87	0,92	0,86	0,87	0,78	0,86
Summe	1,46	1,51	1,57	1,65	1,50	1,53	1,44	1,53
L. u.	0,12	0,14	0,15	0,14	0,15	0,16	0,15	0,14
o.	0,08	0,39	0,45	0,54	0,39	0,22	0,18	0,32
Summe	0,20	0,53	0,60	0,68	0,54	0,38	0,33	0,46
D. u.	0,01	0,04	0,05	0,05	0,03	0,04	0,02	0,04
o.	0,04	0,10	0,10	0,17	0,13	0,11	0,09	0,10
Summe	0,05	0,14	0,15	0,22	0,16	0,15	0,11	0,14
Ü. u.	0,01	0,02	0,03	0,04	0,02	0,02	0,02	0,02
o.	0,01	0,05	0,06	0,06	0,04	0,04	0,02	0,04
Summe	0,02	0,07	0,09	0,10	0,06	0,06	0,04	0,06
Summe u.	0,78	0,84	0,93	0,96	0,84	0,88	0,85	0,87
+ ntgr.								
Summe o.	0,95	1,41	1,48	1,69	1,42	1,24	1,07	1,32
+ gr.								
Summe	1,73	2,25	2,41	2,65	2,26	2,12	1,92	2,19
insgesamt								

Tabelle 25: Lipidgehalt der Krautschicht und einzelner Arten (in kg/ha).

Die Anteile der *Polytrichum*-Lipide sind mit durchschnittlich 77% an der Lipidmenge unterirdischer Teile und mit 65% an der oberirdischer Organe höher als die Biomasseanteile dieser Art. Während die *Polytrichum*-Anteile unterirdisch mit mindestens 75% konstant hoch liegen, variieren die Anteile oberirdisch stärker. Sie sind zu Beginn und am Ende der Vegetationsperiode durch die geringen Biomasseanteile und niedrigen Lipidgehalte der übrigen Arten am höchsten und gehen im Sommer bis auf Werte zurück, die den *Polytrichum*-Biomasseanteilen entsprechen. Die Lipidanteile von *Luzula* und *Deschampsia* sind im Durchschnitt weit niedriger als ihre Anteile an der Biomasse.

Von den 0,92 kg Lipiden, die jährlich schätzungsweise produziert werden, entstammen 0,18 kg/ha (also knapp ein Fünftel) der Produktion unterirdischer Teile. Die oberirdische Pflanzenmasse ist mit 0,74 kg/ha stärker beteiligt.

4.2.6. Kohlenhydratgehalt der Krautschicht

4.2.6.1. Gehalt der Krautschicht an löslichen Kohlenhydraten

4.2.6.1.1. Mono- und Disaccharidgehalt der Krautschicht

Mit durchschnittlich 1,81 kg/ha (Tabelle 26) nimmt sich der Gehalt löslicher Mono- und Disaccharide in der Krautschicht bescheiden aus, entspricht diese Menge doch nur einem prozentualen Gehalt von etwa 3,3%. Die oberirdische Biomasse stellt das Hauptreservoir dieser Kohlenhydratverbindungen dar (1,12 kg/ha.entsprechend etwa 5,1% der oberirdischen Biomasse.gegenüber 0,69 kg/ha,entsprechend 2,0% der unterirdischen Biomasse).

Sowohl unter- als auch oberirdisch ist die Saccharose am Gesamtgehalt löslicher niedermolekularer Kohlenhydrate mit durchschnittlich 55% bzw. 52% am stärksten vertreten. Es folgen die Glukose

mit einem 25%igen (23% unter- und 26% oberirdisch) und die Fruktose mit einem 22%igen Anteil (unter- und oberirdisch gleich). Das gesamte Kohlenhydratreservoir verteilt sich zu 38% auf unterirdische und 62% auf oberirdische Biomasse. Die Fruktoseverteilung ist ähnlich. Dagegen ist das Schergewicht der Glukose leicht zur oberirdischen Biomasse hin (64% ober- und 36% unterirdisch) und das der Saccharose leicht zur unterirdischen verschoben (60% oberirdisch, 40% unterirdisch).

		Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt			
									Fru.	Glu.	Sac.	Summe
Pt.	ntgr.	0,14	0,22	0,16	0,26	0,33	0,22	0,29	0,06	0,05	0,12	0,23
	gr.	0,23	0,50	0,64	0,72	0,85	0,73	0,36	0,12	0,15	0,31	0,58
	Summe	0,37	0,72	0,80	0,98	1,18	0,95	0,65	0,18	0,20	0,43	0,81
L.	u.	0,18	0,13	0,22	0,37	0,75	0,65	0,42	0,07	0,09	0,23	0,39
	o.	0,07	0,21	0,37	0,44	0,64	0,46	0,25	0,06	0,06	0,23	0,35
	Summe	0,25	0,34	0,59	0,81	1,39	1,11	0,67	0,13	0,15	0,46	0,74
D.	u.	0,01	0,02	0,03	0,04	0,06	0,06	0,06	0,01	0,01	0,01	0,03
	o.	0,04	0,05	0,07	0,17	0,26	0,27	0,17	0,06	0,06	0,03	0,15
	Summe	0,05	0,07	0,10	0,21	0,32	0,33	0,23	0,07	0,07	0,04	0,18
Ü.	u.	0,04	0,04	0,03	0,03	0,04	0,04	0,06	0,01	0,01	0,02	0,04
	o.	0,02	0,05	0,06	0,05	0,05	0,04	0,05	0,01	0,01	0,02	0,04
	Summe	0,06	0,09	0,09	0,08	0,09	0,08	0,11	0,02	0,02	0,04	0,08
Summe u.		0,37	0,41	0,44	0,70	1,18	0,97	0,83	0,15	0,16	0,38	0,69
+ ntgr.												
Summe o.		0,36	0,81	1,14	1,38	1,80	1,50	0,83	0,25	0,28	0,59	1,12
+ gr.												
Summe insgesamt		0,73	1,22	1,58	2,08	2,98	2,47	1,66	0,40	0,44	0,97	1,81

Tabelle 26: Mono- und Disaccharidgehalt der Krautschicht und einzelner Arten (in kg/ha). Fruktose, Glukose und Saccharose sind nur bei den Durchschnittswerten einzeln aufgeführt. Sonst ist die Summe der drei Zucker angegeben.

Polytrichum hat an den Mono- und Disaccharidmengen insgesamt nur einen Anteil von 45%, wobei besonders die nichtgrünen Teile mit 34% unterrepräsentiert sind. Größere Bedeutung kommt den unterirdischen Organen von Luzula mit 56% zu. Auch die Sprosse dieser Art sind mit 31% überdurchschnittlich gut vertreten.

Deschampsia erreicht oberirdisch noch seinen der Biomasse entsprechenden Anteil, fällt aber unterirdisch stärker zurück. Besonders zu Beginn und gegen Ende der Vegetationsperiode erreichen die unterirdischen Organe der übrigen Arten zusammen Anteile von mehr als 10%, während deren Beitrag oberirdisch meist wesentlich geringfügiger ist.

Von allen bisher besprochenen Substanzen variieren die Mono- und Disaccharide der Krautschicht im Laufe der Vegetationsperiode am stärksten. Die anfangs vorhandene Menge von 0,73 kg/ha steigt sehr rasch bis zum September auf mehr als das Vierfache an und beträgt dann etwa 3 kg/ha. In den beiden darauffolgenden Monaten verringert sich aber die Menge bereits wieder um mehr als 44% dieses Höchstwertes.

Der Gesamtzuwachs an löslichen Mono- und Disacchariden in der Krautschicht von Mai bis September ist erstaunlich hoch und beträgt 2,25 kg/ha. Ersetzt sich zusammen aus 0,81 kg/ha (entsprechend 36%) unterirdischem und 1,44 kg/ha (entsprechend 64%) oberirdischem Zuwachs. Daran hat die Fruktose einen Anteil von 13% (10% unterirdisch und 21% oberirdisch), die Glukose von 20% (21% unter- und 19% oberirdisch) und die Saccharose von 67% (69% unter- und 66% oberirdisch).

4.2.6.1.2. Oligo- und Polysaccharidgehalt der Krautschicht

Nur Deschampsia und Polygonatum reichern höhermolekulare lösliche Kohlenhydrate in ihren Organen an. Da die Biomasse dieser Arten aber klein ist, sind auch die Oligo- und Polysaccharidge-

halte der Krautschicht insgesamt verschwindend gering (Tabelle 27). Sie machen mit durchschnittlich 0,3 kg/ha nur etwa 0,5% der Gesamtbiomasse aus. Der allergrößte Teil davon ist in unterirdischen Organen festgelegt. Etwa 9/10 dieser Kohlenhydratmengen bestehen aus Fruktose und können daher als Fruktosane angesprochen werden. Trotz der geringeren Biomasse (sie beträgt bei *Polygonatum* im Mittel nur 1/7 der *Deschampsia*-Biomasse) hat *Polygonatum* unterirdisch immer den größten Anteil an den löslichen Oligo- und Polysacchariden (im Durchschnitt etwa 72%).

	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt
D. u.	0,04	0,05	0,04	0,06	0,13	0,15	0,12	0,08
o.	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01	0,08	0,02
Summe	0,05	0,06	0,04	0,06	0,14	0,16	0,20	0,10
Pg. u.	0,14	0,14	0,19	0,24	0,22	0,25	0,22	0,20
o.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Summe	0,14	0,14	0,19	0,24	0,22	0,25	0,22	0,20
Summe u.	0,18	0,19	0,23	0,30	0,35	0,40	0,34	0,28
+ ntgr.								
Summe o.	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01	0,08	0,02
+ gr.								
Summe insgesamt	0,19	0,20	0,23	0,30	0,36	0,41	0,42	0,30

Tabelle 27: Oligo- und Polysaccharidgehalt der Krautschicht und einzelner Arten (in kg/ha).

Der Zuwachs der Krautschicht an löslichen Oligo- und Polysacchariden hält bis zum Ende der Vegetationsperiode an und beträgt etwa 0,23 kg/ha.

Die Summe aller löslichen Kohlenhydrate beläuft sich im Mittel auf 2,1 kg/ha (0,97 kg/ha unterirdisch und 1,14 kg/ha oberirdisch). Der Gehalt der Krautschicht an löslichen Zuckern ist damit dem Lipidgehalt vergleichbar.

4.2.6.2. Stärkegehalt der Krautschicht

Die Stärke ist mit durchschnittlich 0,66 kg/ha (Tabelle 28) in der untersuchten Krautschicht von geringerer Bedeutung als die löslichen Kohlenhydrate. In den unterirdischen Organen sind 0,44 kg ha, also zwei Drittel, abgelagert.

	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt
Pt. ntgr.	0,08	0,19	0,19	0,25	0,10	0,12	0,15	0,15
gr.	0,12	0,10	0,15	0,13	0,06	0,08	0,09	0,10
Summe	0,20	0,29	0,34	0,38	0,16	0,20	0,24	0,25
L. u.	0,00	0,06	0,09	0,22	0,37	0,29	0,10	0,16
o.	0,00	0,05	0,03	0,19	0,03	0,04	0,06	0,06
Summe	0,00	0,11	0,12	0,41	0,40	0,33	0,16	0,22
O. u.	0,01	0,03	0,07	0,11	0,12	0,12	0,11	0,08
o.	0,00	0,00	0,01	0,01	0,03	0,02	0,01	0,01
Summe	0,01	0,03	0,08	0,12	0,15	0,14	0,12	0,09
F. u.	0,00	0,00	0,01	0,06	0,06	0,05	0,04	0,03
o.	0,02	0,02	0,02	0,06	0,04	0,04	0,03	0,03
Summe	0,02	0,02	0,03	0,12	0,10	0,09	0,07	0,06
Ü. u.	0,00	0,01	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02
o.	0,00	0,02	0,02	0,02	0,03	0,03	0,02	0,02
Summe	0,00	0,03	0,04	0,04	0,05	0,05	0,04	0,04
Summe u.	0,09	0,29	0,38	0,66	0,67	0,60	0,42	0,44
+ ntgr.								
Summe o.	0,14	0,19	0,23	0,41	0,19	0,21	0,21	0,22
+ gr.								
Summe insgesamt	0,23	0,48	0,61	1,07	0,86	0,81	0,63	0,66

Tabelle 28: Stärkegehalt der Krautschicht und einzelner Arten (in kg/ha).

Polytrichum liefert zwar im Mittel mit 0,25 kg/ha (entsprechend 39% der gesamten Stärkemenge) den größten Anteil, ist aber im Vergleich zu seinem Biomasseanteil von 60% unterrepräsentiert. Dagegen ist Luzula, vor allem was die unterirdischen Organe anbelangt, überdurchschnittlich gut vertreten. Deschampsia erreicht nur einen durchschnittlichen Anteil von 4% und ist daher in Tabelle 28 nicht einzeln aufgeführt. Oxalis ist dank seiner stärkereichen Rhizome insgesamt durchschnittlich mit 14% (unterirdisch sogar mit 18%) beteiligt. Fagus erreicht wegen des hohen Stärkegehaltes der Wurzeln und der Sproßachsen einen fast 10%igen Anteil.

Den höchsten Stand erreicht der Stärkegehalt im August, entsprechend dem Biomassemaximum. Gegenüber Mai hat sich dann die Stärkemenge bei einem Zuwachs von 0,84 kg/ha mehr als vervierfacht.

4.2.6.3. Hemicellulosegehalt der Krautschicht

Der Hemicellulosegehalt der Krautschicht beträgt durchschnittlich 4 kg/ha und macht damit 7,2% der Gesamtbiomasse aus (Tabelle 29). Zwei Drittel davon, nämlich 2,65 kg/ha (entsprechend 7,8%), entfallen auf die unterirdischen Organe, die damit etwas hemicellulosenreicher sind als die oberirdischen, in denen nur 1,38 kg/ha (entsprechend 6,3%) vorhanden sind.

In Tabelle 30 ist die durchschnittliche Zusammensetzung der Hemicellulosenmenge näher erläutert. Daraus geht hervor, daß unter- und oberirdisch die Pentosen Xylose und Arabinose mengenmäßig die bedeutendsten Zucker sind, während die Hexosen zusammen nur etwas mehr als den dritten Teil der Hemicellulosen ausmachen. Die Zusammensetzung der Hemicellulosen ist unter- und oberirdisch unterschiedlich. Xylose und Galaktose sind unterirdisch stärker vertreten als oberirdisch, wohingegen Arabinose und Mannose ihr Übergewicht in den oberirdischen Organen haben.

		Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Xyl.	Ara.	Durchschnitt			Summe
											Gal.	Man.	Rha.	
Pt.	ntgr.	0,77	1,08	1,08	0,99	0,87	0,95	0,99	0,05	0,15	0,32	0,40	0,04	0,96
	gr.	0,54	0,53	0,62	0,56	0,50	0,53	0,56	0,01	0,08	0,13	0,32	0,00	0,54
	Summe	1,31	1,61	1,70	1,55	1,37	1,48	1,55	0,06	0,23	0,45	0,72	0,04	1,50
L.	u.	1,19	1,23	1,26	1,37	1,31	1,38	1,71	0,86	0,35	0,14	-	-	1,35
	o.	0,28	0,60	0,57	0,86	0,58	0,61	0,71	0,34	0,21	0,05	-	-	0,60
	Summe	1,47	1,83	1,83	2,23	1,89	1,99	2,42	1,20	0,56	0,19	-	-	1,95
D.	u.	0,14	0,32	0,39	0,36	0,33	0,30	0,30	0,21	0,07	0,02	-	-	0,30
	o.	0,10	0,19	0,21	0,27	0,24	0,25	0,30	0,14	0,07	0,02	-	-	0,23
	Summe	0,24	0,51	0,60	0,63	0,57	0,55	0,60	0,35	0,14	0,04	-	-	0,53
Ü.	u.	0,03	0,04	0,03	0,04	0,04	0,03	0,04	0,01	0,02	0,01	-	0,00	0,04
	o.	0,01	0,02	0,02	0,03	0,02	0,02	0,01	0,00	0,01	0,00	-	0,00	0,01
	Summe	0,04	0,06	0,05	0,07	0,06	0,05	0,05	0,01	0,03	0,01	-	0,00	0,05
Summe u. + ntgr.		2,13	2,67	2,76	2,76	2,55	2,66	3,04	1,13	0,59	0,49	0,40	0,04	2,65
Summe o. + gr.		0,93	1,34	1,42	1,72	1,34	1,41	1,59	0,49	0,37	0,20	0,32	0,00	1,38
Summe insgesamt		3,06	4,01	4,18	4,48	3,89	4,07	4,63	1,62	0,96	0,69	0,72	0,04	4,03

Tabelle 29: Hemicellulosegehalt der Krautschicht und einzelner Arten (in kg/ha). Die Hemicellulosenzucker Xylose, Arabinose, Galaktose, Mannose und Rhamnose sind nur bei den Durchschnittswerten einzeln aufgeführt. Sonst ist die Summe dieser Zucker angegeben.

	Xyl.	Ara.	Gal.	Man.	Rha.
unterirdisch	43	22	18	15	2
oberirdisch	36	27	14	23	0
gesamt	40	24	17	18	1

Tabelle 30: Durchschnittliche prozentuale Zusammensetzung der unter- und oberirdischen sowie der gesamten Hemicellulosenmenge.

Polytrichum, Luzula und Deschampsia zusammen stellen im Durchschnitt 99% sowohl der unter- als auch der oberirdischen Hemicellulosenmengen. Luzula hat mit annähernd 50% den größten Anteil, während Polytrichum nur 37% und Deschampsia 13% erreichen.

Die prozentualen Anteile der Arten an den Gesamtmengen der einzelnen Hemicellulosenzucker können allerdings z. T. erheblich von den genannten Werten abweichen. So stellt Polytrichum im Mittel nur 4% der gesamten Xylose, während Luzula bereits 74% dieses Zuckers liefert. Mannose ist als Hemicellulosenbestandteil in seinem Vorkommen auf Polytrichum beschränkt.

Im Verlauf der Vegetationsperiode steigt der absolute Hemicellulosegehalt der Krautschicht entsprechend der Biomasseentwicklung bis zu einem ersten Maximum im August an. In diesem Monat ist der Hemicellulosegehalt der oberirdischen Organe am höchsten. Durch eine Zunahme der relativen Hemicellulosegehalte bei einzelnen Arten, vor allem bei Luzula, gegen Ende der Vegetationsperiode wird im November ein zweites, absolutes Maximum erreicht. Dieser Höchstwert geht in erster Linie auf die unterirdischen Teile (besonders von Luzula) zurück. Damit kann die Hemicellulosenproduktion für unterirdische Teile auf 0,9 kg/ha und für oberirdische auf 0,8 kg/ha geschätzt werden.

4.2.6.4. Cellulosegehalt der Krautschicht

Die Cellulose ist als wichtigste organische Substanz mit durchschnittlich 30% (fast 17 kg/ha) am Aufbau der untersuchten Krautschicht-Biomasse beteiligt (Tabelle 31). Im Mittel sind weder der prozentuale Cellulosegehalt noch die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Cellulose unter- und oberirdisch wesentlich verschieden. Der Anteil der Hexosenzucker, die mit insgesamt etwa 88% vorherrschend sind, setzt sich zusammen aus 67% Glukose, 17% Mannose, 4% Galaktose und 1% Rhamnose. Bei den Pentosen mit einem Anteil von nur 12% ist die Xylose der dominierende Zucker.

Die Celluloseanteile der einzelnen Arten entsprechen im Mittel etwa ihren Biomasseanteilen (Polytrichum 60%, Luzula 28%, Deschampsia 10% und die übrigen Arten 2%).

Luzula und Deschampsia stellen das Hauptreservoir der Pentosenzucker dar. Arabinose ist ausschließlich auf diese beiden Arten beschränkt, während sie an der Gesamtmenge der Xylose im Mittel einen Anteil von 85% besitzen. Mannose und Rhamnose kommen fast ausschließlich und Galaktose schwerpunktmäßig bei Polytrichum vor.

Die Cellulosegehalte der Krautschicht zeigen in ihrer vegetationszeitlichen Dynamik Ähnlichkeiten mit den Hemicellulosen. Die oberirdische Cellulosemenge ist im August am größten, während das Maximum unterirdisch erst im November erreicht wird. In erster Linie sind daran Polytrichum und Luzula beteiligt. Die jährliche Produktion an Cellulose beläuft sich unterirdisch etwa auf 2 kg/ha, oberirdisch auf 2,7 kg/ha.

Die kohlenhydratartigen Zellwandbestandteile als Summe von Hemicellulosen und Cellulose (in Abschnitt 4.1.5.5. als Holocellulose bezeichnet) sind unterirdisch mit einem Anteil von durchschnittlich etwa 13 kg/ha (entsprechend 38%) und oberirdisch von fast 8 kg/ha (entsprechend 36%), zusammen mit etwa 21 kg/ha vertreten.

		Durchschnitt													
		Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Xyl.	Ara.	Glu.	Man.	Gal.	Rha.	Summe
Pt.	ntgr.	6,09	6,56	5,75	6,11	5,82	6,65	6,83	0,17	-	3,89	1,67	0,38	0,14	6,25
	gr.	3,90	3,74	3,60	4,12	3,94	4,12	4,03	0,07	-	2,47	1,12	0,18	0,08	3,92
	Summe	9,99	10,30	9,35	10,23	9,76	10,77	10,86	0,24	-	6,36	2,79	0,56	0,22	10,17
L.	u.	2,67	2,85	2,87	3,09	3,27	3,45	3,58	0,77	0,05	2,26	-	0,04	-	3,12
	o.	0,56	1,49	1,77	2,46	1,81	1,64	1,74	0,40	0,02	1,19	-	0,02	-	1,63
	Summe	3,23	4,34	4,64	5,55	5,08	5,09	5,32	1,17	0,07	3,45	-	0,06	-	4,75
D.	u.	0,46	0,97	1,11	1,21	1,15	1,05	0,81	0,27	0,02	0,67	-	0,01	-	0,97
	o.	0,31	0,59	0,69	0,83	1,02	1,01	1,06	0,16	0,01	0,61	-	0,01	-	0,79
	Summe	0,77	1,56	1,80	2,04	2,17	2,06	1,87	0,43	0,03	1,28	-	0,02	-	1,76
Ü.	u.	0,11	0,13	0,12	0,17	0,14	0,13	0,13	0,02	-	0,11	0,01	0,00	-	0,14
	o.	0,10	0,15	0,17	0,18	0,16	0,14	0,12	0,02	-	0,12	0,00	0,00	-	0,14
	Summe	0,21	0,28	0,29	0,35	0,30	0,27	0,25	0,04	-	0,23	0,01	0,00	-	0,28
Summe u.		9,33	10,51	9,85	10,58	10,38	11,28	11,35	1,23	0,07	6,93	1,68	0,43	0,14	10,48
+ ntgr.															
Summe o.		4,87	5,97	6,23	7,59	6,93	6,91	6,95	0,65	0,03	4,39	1,12	0,21	0,08	6,48
+ gr.															
Summe insgesamt		14,20	16,48	16,08	18,17	17,31	18,19	18,30	1,88	0,10	11,32	2,80	0,64	0,22	16,96

Tabelle 31: Cellulosegehalt der Krautschicht und einzelner Arten (in kg ha). Die Cellulosezucker Xylose, Arabinose, Glukose, Mannose, Galaktose und Rhamnose sind nur bei den Durchschnittswerten einzeln aufgeführt. Sonst ist die Summe dieser Zucker angegeben.

4.2.7. Ligningehalt der Krautschicht

Neben der Cellulose sind die ligninartigen Verbindungen wichtigster Baustoff der Krautschichtbiomasse. 10,6 kg Lignin, die im Durchschnitt vorhanden sind (Tabelle 32), machen einen prozentualen Anteil von 19% an der Gesamtbiomasse aus. Die Ligningehalte der unterirdischen Organe liegen mit 21% über denjenigen der oberirdischen Organe mit nur 15%.

	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt
Pt. ntgr.	5,42	5,03	4,99	4,97	5,96	5,38	5,09	5,27
gr.	2,33	2,25	2,25	2,21	2,38	2,15	2,19	2,25
Summe	7,75	7,28	7,24	7,18	8,34	7,53	7,28	7,52
L. u.	1,47	1,42	1,42	1,39	1,30	1,58	1,37	1,42
o.	0,24	0,59	0,73	1,09	0,69	0,64	0,55	0,65
Summe	1,71	2,01	2,15	2,48	1,99	2,22	1,92	2,07
D. u.	0,31	0,58	0,68	0,59	0,56	0,52	0,38	0,52
o.	0,16	0,21	0,28	0,30	0,28	0,29	0,27	0,25
Summe	0,47	0,79	0,96	0,89	0,84	0,81	0,65	0,77
Ü. u.	0,09	0,12	0,12	0,16	0,13	0,13	0,12	0,12
o.	0,08	0,12	0,14	0,16	0,13	0,12	0,11	0,13
Summe	0,17	0,24	0,26	0,32	0,26	0,25	0,23	0,25
Summe u.	7,29	7,15	7,21	7,11	7,95	7,61	6,96	7,33
+ ntgr.								
Summe o.	2,81	3,17	3,40	3,76	3,48	3,20	3,12	3,28
+ gr.								
Summe insgesamt	10,10	10,32	10,61	10,87	11,43	10,81	10,08	10,61

Tabelle 32: Ligningehalte der Krautschicht und einzelner Arten (in kg/ha).

Rund 70% der unter- und oberirdischen Ligninmenge ist in der Biomasse von *Polytrichum* lokalisiert. Dagegen sind *Luzula* mit 20% und *Deschampsia* mit nur 7% beteiligt.

Die Ligninmengen der Krautschicht unterliegen nur geringfügigen vegetationszeitlichen Veränderungen. Vor allen Dingen sind die unterirdischen Ligninmengen recht konstant. Die jährliche Ligninproduktion kann unter- und oberirdisch in erster Näherung mit je 1 kg/ha angegeben werden.

Faßt man Hemicellulosen, Cellulose und Lignin als Zellwandbausteine zusammen, so ergeben sich im Mittel unterirdisch mehr als 20 kg/ha (entsprechend 60%) und oberirdisch rund 11 kg/ha (entsprechend 51%). In der gesamten Krautschicht sind damit 31.6 kg Zellwandsubstanzen pro ha (entsprechend 56%) vorhanden.

5. Diskussion

5.1. Die stoffliche Zusammensetzung der einzelnen Arten

5.1.0. Die Unterschiede der stofflichen Zusammensetzung als Ausdruck verschiedener Lebensformen

Bevor auf die im Ergebnisteil dargestellten Befunde im einzelnen eingegangen wird, soll zunächst der Versuch unternommen werden, die vielfältigen Unterschiede der stofflichen Zusammensetzung zwischen einzelnen Arten und Organen verallgemeinernd zu behandeln und zu deuten.

Die durchschnittliche stoffliche Zusammensetzung der untersuchten Arten ist in Tabelle 33 zusammenfassend dargestellt, wobei vier Hauptgruppen berücksichtigt wurden: Proteine, Lipide, Reservekohlenhydrate (Summe von gesamten löslichen Kohlenhydraten und Stärke) und Zellwandsubstanzen (Summe von Hemicellulosen, Cellulose und Lignin).

Bereits von der Beteiligung der Zellwandsubstanzen am Aufbau der oberirdischen Organe her ergibt sich eine abgestufte Reihenfolge von *Oxalis* und *Polygonatum* über *Fagus* und *Sorbus* sowie *Luzula* und *Deschampsia* bis hin zu *Polytrichum*. Offenbar kommen in dieser Abstufung die unterschiedlichen Lebensformen (im Sinne von RAUNKIAER) zum Ausdruck.

Oxalis und *Polygonatum* zählen zu den Rhizom-Geophyten, *Fagus*-Keimlinge und *Sorbus*-Jungpflanzen zu den Nanophanerophyten, *Deschampsia* und *Luzula* sind Hemikryptophyten und *Polytrichum* schließlich kann zu den Thallo-Chamaephyten gerechnet werden. (Nomenklatur nach ELLENBERG und MUELLER-DOMBOIS 1967.)

Bei den Geophyten ist ein hoher Kohlenhydratvorrat der Rhizome offenbar Voraussetzung für die alljährlich erfolgende Neuproduktion der gesamten oberirdischen Organe. Für das Anlegen dieser Kohlenhydratvorräte wiederum scheint eine photosynthetisch be-

sonders wirksame Ausstattung der Blattorgane (vgl. die hohen Protein- und z. T. hohen Lipidgehalte) notwendig zu sein.

Manches gilt ähnlich für die Nanophanerophyten, bei denen in Wurzeln und z. T. auch in den Sproßachsen als ausdauernden Organen eine gewisse, wenn auch im Vergleich zu den Geophyten geringere Speichertätigkeit zu beobachten ist. Dem Verholzungsgrad entsprechend liegen die Anteile der Zellwandsubstanzen viel höher als bei den Geophyten. Die sommergrünen Blätter sind dagegen reich an Proteinen und Lipiden (Sorbus).

Auf der nächstfolgenden Stufe der Hemikryptophyten sind die Zellwandsubstanzen in allen Organen bereits weit vorherrschend.

		Proteine	Lipide	Reservekohlenhydrate	Zellwandsubstanzen
O.	u.	8,5	3,8	25,1	23,9
	o.	15,4	10,9	17,1	22,4
Pg.	u.	5,3	0,4	59,6	9,8
	o.	14,3	6,6	14,2	29,1
F.	Wu.	9,9	2,1	13,0	37,9
	Achs.	6,6	2,1	13,4	44,0
	Bl.	14,3	4,6	6,2	35,3
S.	Wu.	3,0	1,1	15,8	39,5
	Achs.	3,4	1,7	4,6	50,7
	Bl.	15,0	8,1	2,9	19,4
D.	u.	5,4	1,1	4,6	60,4
	o.	13,2	3,9	6,7	47,1
L.	u.	5,4	1,5	6,1	63,1
	o.	12,5	5,3	6,9	49,7
Pt.	ntgr.	9,4	3,2	2,3	60,2
	gr.	11,9	6,7	5,8	52,5

Tabelle 33: Durchschnittliche Gehalte (in % der Trockensubstanz) der untersuchten Arten an wichtigen organischen Substanzklassen (Proteine, Lipide, Kohlenhydrate als

Summe von gesamten löslichen Kohlenhydraten und Stärke sowie Zellwandsubstanzen als Summe von Hemicellulosen, Cellulose und Lignin).

Kohlenhydratreserven können nur in beschränktem Umfang (in unter- und oberirdischen Organen) angelegt werden. Die Protein- und Lipidgehalte oberirdischer Teile sind geringer als bei den Geophyten und Nanophanerophyten.

Polytrichum zeigt als Thallo-Chamaephyt verstärkt die Charakteristika der Hemikryptophyten. Bei geringen Protein- (allerdings höheren Lipidgehalten) bestehen auch die grünen Pflanzenteile zu mehr als zur Hälfte aus Zellwandmaterial, während der Kohlenhydratspiegel in allen Teilen nur niedrige Werte erreicht.

Damit scheint der unterschiedliche Umsatz der oberirdischen Pflanzensubstanz bei den verschiedenen Lebensformen sich auch in der stofflichen Zusammensetzung der Organe niederzuschlagen. Je höher der Stoffumsatz, desto weniger Zellwandsubstanzen und desto mehr "stoffwechselaktive" Verbindungen (Proteine, Lipide, Reservkohlenhydrate) sind vorhanden.

5.1.1. Aschegehalt

5.1.1.1. Bodenverhältnisse und Mineralstoffgehalt

Allgemeine ökologische Aspekte des pflanzlichen Mineralstoffwechsels sind Gegenstand einer Reihe von neueren Untersuchungen (vgl. u. a. KINZEL 1968, 1969, 1971, KINZEL und HORAK 1969, HORAK und KINZEL 1971, MARSCHNER 1971, NIERHAUS und KINZEL 1971). Dabei standen vor allem die Makronährstoffe Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium im Vordergrund des Interesses.

Anschließend von der Beobachtung, daß viele Arten als Indikatoren für bestimmte Standortsfaktoren gelten können und daß insbesondere

re das Vorkommen bestimmter Artengruppen häufig recht genau mit edaphischen Verhältnisse eines Standorts widerspiegelt, haben einige andere Autoren untersucht, inwieweit Arten, die der gleichen ökologischen Artengruppe angehören, in ihrem Mineralstoffspektrum qualitativ und quantitativ übereinstimmen.

Solche ökologischen Artengruppen haben u. a. SCHÖNHAR 1954 für Südwestdeutschland und vor allem ELLENBERG 1963 für Mitteleuropa sowie DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET 1970 für Belgien zusammengestellt. SCHÖNNAMSGRUBER 1959, der Arten der fünf verschiedenen, von SCHÖNHAR 1954 aufgestellten Artengruppen untersuchte, fand, daß anspruchsvollere Arten (in den Assimilationsorganen) durchschnittlich höhere Gehalte an K, Ca, Mg und P aufwiesen als anspruchslosere. Die Säurezeiger umfassende *Deschampsia flexuosa*-Gruppe, von der *Holcus mollis*, *Luzula nemorosa* (= *L. albidula*) und *Polytrichum formosum* untersucht wurden, war durch niedrigste K-, Ca-, P- und zweitniedrigste Mg-Gehalte der untersuchten Artengruppen gekennzeichnet.

Auch HÖHNE 1963 stellte fest, daß Waldbodenpflanzen mit höheren Nährstoffgehalten auf nährstoffreicheren Böden zu finden sind, dagegen ein geringerer Trophiegrad meist auch einen geringeren Nährstoffspiegel in der Blattsubstanz der Pflanzen bedingt.

DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET 1970 fanden eine weitgehende Übereinstimmung zwischen ihren aufgrund der Gehalte an K, Ca, Mg, N und P aufgestellten 9 verschiedenen phytochemischen Gruppen und den ökosozioökologischen Gruppen.

Neben den Gehalten an Einzelelementen ist verschiedentlich auch der Aschegehalt zur Charakterisierung von Arten und Artengruppen herangezogen worden. Allerdings ist dabei zu berücksichtigen, daß die summarischen Aschegehalte u. a. wegen des nicht bekannten Anteils an ernährungsphysiologisch weniger bedeutsamen Elementen (wie etwa Silicium und Natrium) von geringerem Aussagewert sind als detaillierte Mineralstoffanalysen.

Bereits 1954 wies BAUMEISTER darauf hin, daß niedere Aschegehalte für Pflanzen saurer Standorte charakteristisch sind.

Durch Auswertung des umfangreichen Zahlenmaterials von BORESCH 1935 konnte KRAUSE 1958 zeigen, daß zwischen dem Aschegehalt einer Art und ihrer soziologischen Zugehörigkeit sowie ihren edaphischen Ansprüchen eine Beziehung besteht. Für 6 Erdflechten eines *Cladonietum mitis* an einem sehr oligotrophen Standort (nordische Flechtenheide) berechnete KRAUSE einen durchschnittlichen Aschegehalt von 1,17%, für 7 *Sphagnum*-Arten eines oligotrophen Standorts (*Sphagnion medii*) 2,52%, für 16 Waldpflanzen (*Querceto-Fagetea*) 7,05% und für 49 Ruderalpflanzen (nitrophile Unkräuter) 11,31%.

HÖHNE 1962, der seine untersuchten Waldbodenpflanzen in erster Linie nach pflanzensystematischen Gesichtspunkten zusammengefaßt hat (Süßgräser, Riedgräser/Simsen/Binsen, Kräuter/Zwergsträucher, Farne), konnte innerhalb der Gruppen aufgrund der Aschegehalte differenzieren zwischen Pflanzen frischer, nährstoffreicher Standorte und anspruchsloseren Arten. So machten z. B. die Aschegehalte von *Nardus stricta*, *Festuca ovina*, *Sieglingia decumbens*, *Molinia coerulea* und *Deschampsia flexuosa* nur die Hälfte bis ein Drittel der Aschegehalte von *Festuca gigantea*, *Brachypodium silvaticum* u. a. aus.

1962 stellten DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET fest, daß Arten, die auf Böden mit günstigeren Humusverhältnissen (Mull) wachsen, aschereicher sind als solche auf ungünstigeren Standorten (Möder). Dieser Unterschied zeigt sich sogar bei Pflanzen der gleichen Art, sofern diese in der Lage ist, beide Standortstypen zu besiedeln. *Oxalis*-Pflanzen, die auf Mullböden wuchsen, enthielten 7,3 - 9,6% Asche gegenüber nur 5,8 - 7,0% bei Pflanzen von Moderstandorten.

Auch die von DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET 1970 aufgestellten phytochemischen Gruppen unterscheiden sich z. T. durch ihre Aschegehalte. Die als polytrophen oder Eukotyledonen bezeichneten

neten Arten (*Urtica dioica*, *Mercurialis perennis*, *Aconitum lycoctonum* u. a.) enthielten 15 - 23% Asche, während oligo-potassocalciphore Arten (*Teucrium scorodonia*, *Veronica officinalis*, *Veronica chamaedrys* u. a.) nur Werte von 6 - 10% erreichten und die sogenannten pandysphoren Arten (*Hypericum pulchrum*, *Vaccinium myrtillus*) mit 4 - 6% Asche sogar noch niedriger lagen.

5.1.1.2. Bewertung der Aschegehalte der untersuchten Waldbodenpflanzen

Die Aschegehalte der untersuchten Luzulo-Fagetum-Arten fallen im Vergleich zu anderen Waldbodenpflanzen als besonders niedrig auf (Tabelle 34). In Übereinstimmung mit der in Abschnitt 2.2. vorgenommenen ökologisch-pflanzensoziologischen Charakterisierung des Sollingstandorts ist dies in erster Linie als Ausdruck der weniger günstigen edaphischen Verhältnisse zu werten. In Tabelle 35 sind Literaturangaben über Aschegehalte der untersuchten Waldbodenpflanzen von verschiedenen Standorten sowie für die Sollingpflanzen Werte aus verschiedenen Vegetationsperioden zusammengestellt. Auch bei diesem Vergleich schneiden die Sollingpflanzen durchweg schlechter ab als Pflanzen anderer Herkünfte. Die im Solling während verschiedener Vegetationsperioden gesammelten Proben gleicher Arten unterscheiden sich in ihren Aschegehalten nur geringfügig voneinander. Blätter und holzige Sproßorgane von *Fagus*-Bäumen, -Jungpflanzen und -Keimlingen des untersuchten Luzulo-Fagetum enthalten fast gleiche Aschemengen.

	HÖHNE 1962		DUVIGNEAUD et DENAËYER-DE SMET 1970		vorliegende Untersuchung	
krautige Diko- tyledonen	12,1	(13)	13,2	(53)	4,9	(1)
holzige Diko- tyledonen	7,8	(7)	8,2	(5)	5,4	(2)
gras- und bin- senartige Mono- kotyledonen	9,0	(40)	9,2	(14)	6,0	(2)
übrige Monokoty- ledonen	9,4	(1)	10,7	(8)	8,5	(1)

Tabelle 34: Durchschnittliche Aschegehalte (in % der Trocken-
substanz) verschiedener Gruppen von Waldboden-
pflanzen; Vergleich von Literaturwerten und eigenen
Untersuchungen. In Klammern ist die Anzahl der un-
tersuchten Arten angegeben.

	GRABHERR 1942 zit. n. ELLENBERG 1963	HÖHNE 1962	DUVIGNEAUD et DENAËYER- DE SMET 1962, 1970	BENNERT 1970	vorlie- gende Unter- suchung
Oxalis acetosella	-	10,88	5,9-11,5	5,2- 6,9	3,8-5,7
Polygonatum verticillatum	-	-	11,1-11,2	8,6-11,7	7,7-9,6
Deschampsia flexuosa	5,8	7,25	5,8- 8,0	5,1- 7,0	4,9-7,1
Luzula albida	7,4	7,45	6,2-13,0	5,2- 8,6	5,7-6,8

PAVLOV 1972		BENNERT 1970		vorliegende Untersuchung	
Fagus-Bäume		Fagus-Jungpfl. u. - Keimlinge		Fagus-Keimlinge	
Blätter	3,60	Blätter	4,2-4,7	Blätter	3,0-4,6
Astholz	0,55				
Astrinde	3,53				
Stammholz	0,48	Sproßachsen	2,7-3,2	Sproßachsen	2,2-2,9
Stammrinde	3,41				

Tabelle 35: Aschegehalte (in % der Trockensubstanz) einiger Waldpflanzen; Vergleich von Literaturwerten und eigenen Untersuchungen.

5.1.1.3. Aschegehalte der verschiedenen Lebensformen

Der Aschegehalt ist für die in Abschnitt 5.1.0. diskutierte Charakterisierung der unterschiedlichen Lebensformen nur z. T. geeignet. Der auffällig niedrige Wert von etwa 3% bei *Polytrichum* kann, ähnlich wie der geringe Aschegehalt bei vielen anderen Moosarten (vgl. CZAPEK 1920, BAUMEISTER 1954, 1958, HEGNAUER 1962), als spezifisch für Thallo-Chamaephyten angesehen werden. Die Hemikryptophyten sind mit Werten um 6% (in den oberirdischen Organen) bereits deutlich aschereicher. Bei den Nanophanerophyten liegt der Aschegehalt der *Fagus*-Blätter mit durchschnittlich 3,8% sehr niedrig, während *Sorbus* mit 6,9% in etwa den Erwartungen entspricht. Auch die Gehalte der beiden Geophyten sind sehr unterschiedlich. *Polygonatum* ist die aschereichste Art überhaupt, wohingegen *Oxalis* sogar noch unter dem Niveau der Hemikryptophyten bleibt. Dies ist bei dieser Art um so erstaunlicher, als sie zu den K-Oxalat akkumulierenden Pflanzen gehört.

5.1.1.4. Organspezifische und vegetationszeitliche Unterschiede

Die höheren Aschegehalte grüner Organe können z. T. als Ausdruck größerer Stoffwechselaktivität der Blattorgane gedeutet werden. Als wesentlicher Faktor kommt hinzu, daß durch den ständigen Transpirationsstrom ein dauernder Transport von Mineralstoffen in die Blätter hinein erfolgt, wobei einige Elemente (vor allem Si und Ca) in schwer löslicher Form dort abgelagert werden und sich allmählich anreichern. BAUMEISTER 1954 und 1958 berichtet sogar, daß die Aschegehalte in Blättern von Bäumen um so höher liegen, je größer die von den Bäumen abgegebenen Wassermengen sind.

Die im jahreszeitlichen Verlauf ansteigenden Tendenzen der Ca- und Si-Gehalte haben HÖHNE und FIEDLER 1963 an Blättern von Waldgräsern bestätigen können. Dem stehen aber gegenläufige Tendenzen anderer Elemente (besonders von K und P) gegenüber, deren Ursache vor allem in einem Rücktransport dieser leicht löslichen Elemente aus den Blättern in andere Pflanzenteile zu suchen ist. Ein Teil geht der Pflanze allerdings auch durch Auswaschung verloren (vgl. STENLID 1958, DENAEYER-DE SMET 1962, HÖHNE und FIEDLER 1963).

FISCHER 1967 gelangt aufgrund eingehender Literaturstudien zu der Ansicht, daß auch Mineralstoffverluste durch die Wurzeln eine erhebliche Rolle spielen können.

Bei *Festuca altissima*, deren Blätter von HÖHNE und FIEDLER 1963 untersucht wurden, kompensierten sich Zu- und Abnahme der verschiedenen Elemente weitgehend, so daß sich der Aschegehalt insgesamt jahreszeitlich bemerkenswert gleichmäßig verhielt. *Deschampsia flexuosa* und *Luzula albida* gehören zu den Arten mit relativ niedrigen Kieselsäure- und Ca-Gehalten (HÖHNE 1963). Die vegetationszeitlich abnehmenden Aschegehalte dieser Arten könnten daher am ehesten auf die geringe Beteiligung dieser sich akkumulierenden Elemente zurückzuführen sein. Die zunehmenden Aschegehalte bei *Fagus*- und *Sorbus*-Blättern könnten entsprechend auf eine höhere Beteiligung dieser Elemente hinweisen.

Über die Aschegehalte unterirdischer Organe liegen verhältnismäßig wenig Literaturangaben vor. Die von BAUMEISTER 1958 zusammengestellten Werte von Wurzeln, Knollen und Zwiebeln verschiedener Arten (hauptsächlich Kulturpflanzen) umfassen einen Bereich von 3 bis 5%. Die Aschegehalte der unterirdischen Organe der Solingpflanzen liegen z. T. noch darunter.

Die jahreszeitlichen Veränderungen der Aschegehalte in diesen Pflanzenteilen sind minimal. Die bei *Oxalis*- und besonders *Polygonatum*-Rhizomen zu beobachtende Zunahme gegen Ende der Vegetationspe-

riode könnte auf eine Rückverlagerung von Mineralstoffen aus den Sprossen in diese Organe schließen lassen. Zumindest bei *Polygonatum* ist aber zu berücksichtigen, daß die organische Substanz der Rhizome und Wurzeln großen Veränderungen unterworfen ist. Im Sommer erreichen nämlich die Fruktosangehalte ihren Höchststand und nehmen gegen Herbst wieder deutlich ab. Die Veränderung des relativen Aschegehaltes könnte daher bei mehr oder weniger gleichbleibenden absoluten Mineralstoffmengen auch durch die Dynamik der organischen Substanzen, besonders der Reservekohlenhydrate, zustande kommen. Entsprechende Befunde an anderen Pflanzenarten sind von CZAPEK 1920 und FISCHER 1967 referiert worden.

5.1.2. Stickstoffgehalt

5.1.2.1. Die Rolle des Stickstoffs im Verhältnis von Pflanze und Standort

5.1.2.1.1. Stickstoffmineralisation

Da die höhere Pflanze, sieht man einmal von den wenigen symbiontisch lebenden Arten ab, Luftstickstoff nicht direkt verwerten kann, ist sie darauf angewiesen, ihren Stickstoffbedarf durch Aufnahme aus dem Boden zu decken. Voraussetzung dafür ist die Tätigkeit bestimmter Mikroorganismen, die in der Lage sind, organische Stickstoffverbindungen der Auflagehorizonte durch Mineralisierungsprozesse zu anorganischen Verbindungen abzubauen. Zunächst entstehen als Ergebnis der Ammonifikation Ammoniumionen, welche dann unter bestimmten Bedingungen im Zuge der Nitrifikation zu Nitrationen oxidiert werden können.

Die Form der Stickstoffmineralisation ist wesentlich vom Säuregrad des Bodens abhängig (vgl. u. a. SCHÖNHAR 1955, ELLENBERG 1963, 1964, MORAVCOVA-HUSOVA 1964, KOVACS 1964,

1965, 1968, RUNGE 1965, HÖPFNER 1966, BOGNER 1966, STÖCKER 1968, FROMENT 1970). Allerdings kann die früher verbreitete Ansicht, die Nitrifikation sei in sauren Böden vollständig gehemmt, nicht aufrechterhalten werden. So konnte z. B. KLÖTZLI 1969 in gut durchlüfteten Torfen eine Nitrifikation auch bei niedrigen pH-Werten nachweisen. Entsprechende Befunde liegen von RUNGE 1971 für Böden des Hochsolling vor. Trotz extrem niedriger pH-Werte (z. T. um 3,0) war eine Nitratbildung zu beobachten, die im Sommer zeitweise sogar ein Drittel der gesamten Stickstoffmineralisation ausmachte. RUNGE untersuchte auch die aktuellen $N_{\min}$ -Gehalte der Sollingböden. Dabei fand er entgegen der allgemein verbreiteten Annahme, daß die Reserven an austauschbarem $N_{\min}$ an natürlichen oder naturnahen Standorten sehr niedrig sind, unerwartet hohe $N_{\min}$ -Gehalte. Seine Befunde stehen in Einklang mit Ergebnissen von STÖCKER 1968, der die organischen Horizonte naturnaher Berg-Fichtenwälder untersuchte. RUNGE erklärt seine Ergebnisse in erster Linie mit einer nicht die Vorräte voll ausnutzenden Aufnahmetätigkeit der Pflanzenwurzeln.

Ein weiteres Charakteristikum der untersuchten Sollingböden ist eine für die Humusform Moder spezifische vertikale Verteilung der aktuellen $N_{\min}$ -Gehalte und der Nettoassimilationsbeträge. Die $N_{\min}$ -Produktion ist besonders hoch in den organischen Horizonten, vor allem im O_f - und O_h -Horizont, und sinkt im Mineralboden rasch mit zunehmender Tiefe ab.

5.1.2.1.2. Pflanzen als Indikatoren der Bodenstickstoffverhältnisse

In vielen Fällen besteht eine Beziehung zwischen dem Vorkommen bestimmter Arten und Artengruppen und den Bodenstickstoffverhältnissen. Um den Stickstoffzeigerwert genauer erfassen zu können, haben verschiedene Autoren solchen Arten Stickstoff-Wertzahlen

zugeordnet. Als einer der ersten hat ELLENBERG 1950, 1952, 1963 N-Zahlen für Ackerankräuter und Wiesenpflanzen zusammengestellt. RUNGE 1965 und vor allem KOVACS 1969 haben aufgrund von Mineralisationsuntersuchungen N-Wertzahlen für verschiedene Waldbodenpflanzen ermittelt.

Von den untersuchten Sollingpflanzen erwähnt RUNGE 1965 *Deschampsia flexuosa* (in der Gruppe N 2), *Oxalis acetosella* (in der Gruppe N 3) und die Buche, *Fagus sylvatica*, als stickstoffindifferente Art. KOVACS 1969 stuft die Sollingarten wie folgt ein: *Oxalis acetosella* N 3, *Polygonatum verticillatum* N 4, *Deschampsia flexuosa* N 1, *Luzula albida* N 2, *Fagus sylvatica* N 0 und *Sorbus aucuparia* N 2.

Zwar hat KOVACS ihre Arten nach dem Nitrifikationsvermögen der entsprechenden Böden klassifiziert, geht aber bei den weitgehend von ELLENBERG übernommenen Definitionen der Werteskala noch von dem gesamten pflanzenverfügbaren Stickstoff aus. Sie charakterisiert die Arten der Gruppen N1 und N 2 als solche, die (vorwiegend) auf stickstoffarmen Böden mit geringen Mengen pflanzenverfügbaren Stickstoffs wachsen. Aufgrund der neueren Befunde von RUNGE 1971 erscheint es notwendig, diese Definitionen abzuändern und weniger die Gesamtmengen pflanzenverfügbaren Stickstoffs oder die Gesamtmineralisation (denn diese können auch auf sauren Böden mit Arten der Gruppen N1 und N 2 beträchtlich sein) als vielmehr das Ausmaß der Nitrifikation als Kriterium heranzuziehen. KOVACS 1969 hat für 12 verschiedene Wald-Pflanzengesellschaften die Nitrifikationsfähigkeit untersucht (vgl. auch KOVACS 1965) und fand eine abgestufte Zunahme vom *Luzulo*-Fagetum (mit durchschnittlich 0,7 mg NO_3 100 g Boden in 28 Tagen) über *Melico*-Fagetum (6,4 mg NO_3 100 g Boden/28 d) bis hin zum *Mercurial*-Tilietum (40,6 mg NO_3 100 g 28 d).

In der Mehrzahl sind also die untersuchten Waldbodenpflanzen als Indikatoren geringerer Nitrifikationsstärken zu werten. Für besondere Interesse verdienen noch die von KOVACS in die Gruppe N 3

und N 4 eingestuften Arten *Oxalis acetosella* und *Polygonatum verticillatum*. Die genannten Indikationen (u. a. mittelstarke bzw. gute Nitrifikationsdynamik) scheinen zunächst in einem unlösbaren Widerspruch zu den tatsächlichen Bodenverhältnissen und dem damit im Einklang stehenden Vorkommen der Arten der Gruppen N 1 und N 2 zu stehen. Nach RUNGE 1965 gehören aber zur Gruppe N 3 nur wenige Arten mit einem Hauptvorkommen auf Standorten mittlerer Stickstoffversorgung. Vielmehr sind die meisten Arten durch eine größere ökologische Amplitude ausgezeichnet. Sie sind auf nitratreichen Böden ebenso konkurrenzfähig wie auf ärmeren Standorten. Durch Untersuchung der Wurzeltiefe dieser Arten fand RUNGE auch die Erklärung dafür. Es handelt sich bei diesen Arten nämlich hauptsächlich um Flachwurzler, wie etwa *Anemone nemorosa* und *Oxalis acetosella*, die an Moderstandorten besonders intensiv und fast ausschließlich den O_h - oder A_h -Horizont durchwurzeln. Gerade im O_f - und im O_h -Horizont findet aber, wie RUNGE 1971 auch für die Sollingböden nachweisen konnte, nicht nur die Hauptmineralisation, sondern auch die größte Nitrifikation statt. Im O_h -Horizont wird sogar während der Vegetationsperiode mehr Nitrat als Ammonium angeliefert.

Polygonatum verticillatum, das von KOVACS in die Gruppe N 4 gestellt wurde, ist aufgrund des Vorkommens im Luzulo-Fagetum vermutlich eher zur Gruppe N 3 mit den oben beschriebenen Charakteristika zu zählen.

Ähnlich wie die Mineralstoffgehalte spiegeln auch die Stickstoffgehalte der Pflanzen in gewissem Maße die Verhältnisse des Standortes wieder (DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET 1962, HÖHNE 1962, 1963, HÖPFNER 1966). Ausführlicher haben dies DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET 1970 für ihre bereits bei den Aschegehalten erwähnten phytochemischen Gruppen belegt. Nitrophile Arten (zu denen Pflanzen der als poly-potassonnitrophosphorophore, polypotassophore und polynitrophore bezeichneten phytochemischen Gruppen gehören) enthalten bis zu 5,8% N.

Ähnlich große Stickstoffmengen führen die Mullböden besiedelnden Arten, die zumeist den gleichen phytochemischen Gruppen angehören. Dagegen erreichen die oligomesonitrophoren Arten auf Moderböden zumeist nur Werte um 3^{er} und die pandysphoren Arten stark verarmter und podsolierter Böden sogar nur Werte unter 2%.

5.1.2.1.3. Kulturversuche und physiologische Untersuchungen

In Kulturversuchen ist für zahlreiche Waldbodenpflanzen nachgewiesen worden, daß neben dem pH-Wert des Substrates auch die Stickstoff-Form das Wachstum entscheidend beeinflussen kann (SEBALD 1955, EVERS 1964, BOGNER 1966, SCHLENKER 1968, GIGON and RORISON 1972). Reine Ammoniumernährung führte im schwach bis stark sauren Bereich bei den meisten Arten zu sehr schlechten Wachstumsleistungen. Als ähnlich ungünstig erwies sich übrigens auch eine reine Nitraternährung bei alkalischer Bodenreaktion, während die gemischte Stickstoffernährung vor allem bei pH 6,0 bei den meisten Arten zu sehr gutem Wachstum führte.

Dabei darf allerdings nicht vergessen werden, daß neben dem pH-Wert des Substrates noch verschiedene andere Faktoren wie Licht, Temperatur und Kohlenhydratzustand der Pflanzen mitentscheiden über die Fähigkeit, verschiedene Stickstoff-Formen aufzunehmen und zu verwerten (ENGEL 1929, PIRIE 1955, STREET and SHEAT 1958, BEEVERS and COOPER 1964, RUNGE 1965, BOGNER 1966).

Deschampsia flexuosa ist eine der wenigen Arten, die bei reiner Ammoniumernährung gutes Sproßwachstum zeigt und sich durch zusätzliche Empfindlichkeit gegen reine Nitraternährung und Wachstumshemmung bei alkalischer Reaktion auch im Kulturversuch als azidophile Art erweist. Dagegen gibt sich *Luzula albida* nach SCHLENKER 1968 in Kultur nicht als Säurezeiger zu erkennen, da sie auch bei alkalischer Reaktion und reiner Nitraternährung gut gedeihen

kann. Er bezeichnet diese Art als "sekundären" Säurezeiger, die erst durch Konkurrenz auf ärmere und saure Böden abgedrängt wird.

ZARZYCKI 1968 konnte nachweisen, daß auf einem Nitrat anliefernden Rendzina-Boden eines Tilio-Fagetum *Deschampsia flexuosa* und, im Widerspruch zu den Befunden von SCHLENKER 1968, auch *Luzula albida* nicht wachstumsfähig waren.

Für die calcifuge *Deschampsia flexuosa* scheint vor allem das Hydrogencarbonat-Ion des Kalkbodens eine sehr ungünstige Wirkung zu haben (WOOLHOUSE 1966a, 1966b, LEE and WOOLHOUSE 1969a, 1969b, 1971, KINZEL 1971). Es bewirkt neben einer Ansammlung titrierbarer Säuren auch eine Hemmung der Eisenaufnahme und der Wurzelzellstreckung. Als weiterer Faktor kommt bei kalkmeidenden Arten hinzu, daß diese offenbar über einen Komplexierungsmechanismus verfügen, mit dessen Hilfe sie die im Überfluß vorhandenen freien Fe-, Al- und Mn-Ionen saurer Böden unschädlich machen können. Dieser Mechanismus, der auch auf kalkreichen, neutralen Standorten mit nur Spuren pflanzenverfügbaren Eisens wirksam ist, führt dann zu einem Eisenmangel der betreffenden Pflanze (KINZEL 1971).

5.1.2.1.4. Bewertung der Gesamt-N-Gehalte der untersuchten Waldbodenpflanzen

In Tabelle 36 sind die wichtigsten Literaturwerte (oberirdischer Pflanzenteile) von einigen der untersuchten Waldbodenpflanzen zusammengestellt und mit eigenen Befunden (Ges. -N-Gehalte) verglichen.

Selbst wenn man berücksichtigt, daß die in der Literatur angegebenen Werte wahrscheinlich etwas zu niedrig liegen (da von allen Aufguss- bzw. Trockensubstraten Pflanzenmaterial analysiert wurde) und auch weiterhin bedecken, daß die für die Sollbepflanzen angegebenen Höchstwerte nur zu Beginn der Vegetationsperiode in jungen

	GRABHERR 1942 zit. n. ELLENBERG 1963	HÖHNE 1962, 1963	ZARZYCKI 1968	DUVIGNEAUD et DENAEYER- DE SMET 1970	vorliegende Untersuchung	Durch- schnitt
<i>Oxalis</i>	-	2,45	-	1,5 - 3,2	2,80 - 3,89	3,22
<i>acetosella</i>						
<i>Polygonatum</i>	-	-	-	2,2 - 2,3	2,20 - 4,15	2,92
<i>verticillatum</i>						
<i>Deschampsia</i>	1,38	1,14 - 2,05	0,75	1,7	2,11 - 3,02	2,57
<i>flexuosa</i>						
<i>Luzula</i>	1,49	1,74 - 1,98	0,67	1,3 - 1,9	2,15 - 3,01	2,41
<i>albida</i>						
<i>Fagus</i>	EBERMAYER 1876		GRABHERR 1942 zit. n. ELLENBERG 1963		vorliegende Untersuchung	Durch- schnitt
<i>sylvatica</i>	1,71 (Blätter)		0,90 (Jungpflanzen)		2,15 - 2,70 (Blätter)	2,41
<i>Sorbus</i>	1,83		-		1,96 - 3,78 (Blätter)	2,66
<i>aucuparia</i>						

Tabelle 36: Stickstoffgehalte (in % der Trockensubstanz) einiger Waldpflanzen; Vergleich von Literaturwerten und eigenen Untersuchungen.

Pflanzenteilen auftreten, müssen die Stickstoffgehalte der Sollingpflanzen insgesamt als überraschend hoch angesehen werden; alle Literaturwerte liegen z. T. wesentlich darunter. Nur die von DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET 1970 gefundenen Höchstwerte für *Oxalis* und *Polygonatum* erreichen gerade die für die gleichen Sollingpflanzen angegebenen unteren Werte der Stickstoffgehalte.

Die früher mitgeteilten, vorläufigen Ergebnisse der Stickstoffuntersuchungen von Sollingpflanzen der Vegetationsperioden 1967 und 1968 (BENNERT 1970, BORNKAMM und BENNERT 1971) ergaben z. T. wegen der unvollkommenen Probenaufarbeitung und -konservierung wesentlich niedrigere Werte, die in Anbetracht der neuen Befunde als überholt angesehen werden müssen.

Leider enthalten die in Tabelle 36 zitierten Untersuchungen der Waldbodenpflanzen verschiedener Standorte keine Angaben über die Stickstoffgehalte der entsprechenden Böden. Es muß daher offenbleiben, ob die niedrigen N-Gehalte dieser Pflanzen tatsächlich auf geringere Mengen pflanzenverfügbaren Bodenstickstoffs zurückzuführen sind. Die Unterschiede der N-Gehalte gleicher Arten von verschiedenen Standorten sind jedenfalls erstaunlich (wenn die von ZARZYCKI 1968 angegebenen Werte real sind, können Unterschiede bis zu 400% auftreten) und bedürfen noch weiterer, eingehender Untersuchungen unter besonderer Berücksichtigung der Bodenverhältnisse.

Insgesamt deuten die Stickstoffanalysen von Böden und Pflanzen übereinstimmend auf vergleichsweise hohe Stickstoffvorräte des Solling-Waldbestandes hin. Der Standort ist allerdings wegen des vorherrschenden Ammonium-Stickstoffs und der sehr niedrigen pfl. Werte nur für bestimmte, an die Verhältnisse angepasste Arten besiedelbar (vgl. die vorhergehenden Abschnitte).

Die hohen pflanzlichen Stickstoffgehalte sprechen für die Vermutung von RUNGE 1971, daß die nicht unbedeutlichen Vorräte an pflanzenverfügbarem Stickstoff weder durch die Baumschicht noch die

Krautschicht aufgebraucht werden. Dadurch ist anscheinend bei allen Arten eine ausreichende Stickstoffversorgung gesichert. Der Stickstoff, der sonst bei Fragen der Nährstoffkonkurrenz fast immer im Vordergrund steht (RÖHRIG 1964, ZARZYCKI 1968), würde daher als Konkurrenzfaktor ausscheiden. Die spärliche Entwicklung der Krautschicht müßte also auf andere Standortsfaktoren, wie etwa Lichtverhältnisse, zurückgeführt werden. Dafür würde auch das üppigere Gedeihen der Bodenpflanzen an lichten Stellen sprechen.

5.1.2.2. Stickstoffgehalt der verschiedenen Lebensformen

In Abschnitt 5.1.0. wurden bereits Geophyten und Nanophanerophyten einerseits sowie Hemikryptophyten und Thallo-Chamaephyten andererseits aufgrund der Proteingehalte oberirdischer Organe bzw. Blätter voneinander unterschieden. Die Stickstoffgehalte erlauben nun noch weitergehende Differenzierungen. Zunächst unterscheiden sich die Geophyten von allen übrigen Lebensformen durch ihre hohen durchschnittlichen Ges.-N-Gehalte, vor allem in den oberirdischen Organen. Inwieweit dies allerdings ein echtes Spezifikum der Lebensform darstellt oder aber mitbedingt ist durch eine bevorzugte Stickstoffaufnahme-fähigkeit dieser flachwurzelnden Pflanzen, deren N-Ansprüche offenbar auch höher sind als die der anderen Arten (vgl. Abschnitt 5.1.2.1.2.), kann nicht abschließend beurteilt werden. Es ist in diesem Zusammenhang auch auffällig, daß die durchschnittlichen Protein-N-Gehalte dieser Arten etwa gleich hoch liegen wie bei den Blättern der Nanophanerophyten und der hohe Ges.-N-Gehalt vor allem durch einen sehr hohen Spiegel lösl. Stickstoffverbindungen zustande kommt. Bei keiner anderen Art sind die durchschnittlichen Anteile des lösl. N am Ges.-N in den grünen Teilen so hoch wie bei den Geophyten. Auch unterirdisch liegen die Ges.-N-Gehalte und besonders die Gehalte an lösl. N, zumindest bei *Oxalis*, auffallend hoch. In erster Linie dürfte es sich dabei um niedermole-

kulare Stickstoffspeichersubstanzen handeln.

Die Nanophanerophyten sind in ihren Stickstoffgehalten nicht einheitlich. Die deutlich höheren durchschnittlichen N-Gehalte in den holzigen Organen der Buchenpflanzen sind Ausdruck hoher Wachstums- und Stoffwechselaktivität, die bei diesen jungen, noch nicht so stark verholzten Keimpflanzen sicherlich mit größerer Intensität ablaufen als bei den bereits mehrjährigen Ebereschen-Jungpflanzen.

Von den Hemikryptophyten ist *Polytrichum* als Thallo-Chamaephyt durch die niedrigeren Proteingehalte der grünen Teile unterscheidbar. Die jahreszeitlich wenig veränderlichen Stickstoffgehalte können als Ausdruck eines gleichmäßigeren und wahrscheinlich auch langsameren Wachstumsrhythmus dieser Art gedeutet werden.

5.1.2.3. Die vegetationszeitliche Dynamik der Ges. -N-Gehalte

Die bei allen untersuchten Arten beobachtete mehr oder weniger starke Abnahme der prozentualen Ges. -N-Gehalte grüner Pflanzenteile im Verlauf der Vegetationsperiode ist bereits in ähnlicher Form für eine Reihe anderer Arten nachgewiesen: z. B. für *Fagus sylvatica* (OLSEN 1947 - 49), *Zea mays* (HAY et al. 1953), *Arabis thaliana* und *Oenothera suaveolens* (FRANK 1954), *Aesculus hippocastanum* und *Sambucus nigra* (SCHMALFUSS und SCHULZE 1961), *Calamagrostis epigeios* (HÖPFNER 1966), *Ginkgo biloba* (SPECHT - JÜRGENSEN 1967), *Robinia pseudacacia* (HOFFMANN 1967), *Triticum aestivum* (JOHNSON et al. 1967) und *Agrostis palustris* (BEARD and DANIEL 1967), Zusammenfassung bei FISCHER 1967.

Bei den Blättern der Holzpflanzen besteht ein markanter Unterschied zwischen immer- und sommergrünen Arten (SATTLER 1930). Der

Ges. -N-Gehalt erwies sich bei immergrünen Gewächsen während des ganzen Jahres als weitgehend konstant. So schwankte der N-Gehalt bei *Hedera helix* (von ganz jungen und ganz alten Blättern abgesehen) unregelmäßig zwischen 1,72 und 2,26% (der Trockensubstanz), bei *Ilex aquifolium* zwischen 1,68 und 2,19% und bei *Pinus cembra* zwischen 1,80 und 2,19%. Dagegen fand SATTLER bei der sommergrünen *Syringa vulgaris* eine kontinuierliche Abnahme der N-Gehalte von 4,12% im Mai auf 1,93% gegen Ende Oktober.

Dem entspricht, daß bei den untersuchten Waldbodenpflanzen die Laubblätter von *Sorbus* und die Keimblätter (nicht dagegen die Laubblätter) von *Fagus* die größten relativen Schwankungen der Ges. -N-Gehalte zeigen. Auch bei *Polygonatum*, bei dem gegen Ende der Vegetationsperiode die oberirdischen Teile vollständig absterben, treten große relative Schwankungen auf, während bei *Deschampsia* und *Luzula* (nach AICHINGER 1968 wintergrüne Arten) sowie besonders bei *Polytrichum* sehr viel geringere relative Schwankungen zu verzeichnen sind. Mit zu dieser Gruppe ist auch *Oxalis* zu rechnen, bei der die allermeisten Blätter im Spätherbst noch funktionsfähig sind und ein Teil davon sogar den Winter überlebt.

Bei den prozentualen Angaben sollte bedacht werden, daß durch den Vergleich prozentualer Werte nicht unbedingt auch zutreffende Aussagen über die Veränderungen der absoluten Stickstoffmengen gemacht werden können. Vor allen Dingen gilt dies für die Abnahme der prozentualen Gehalte zu Beginn der Vegetationsperiode, die dadurch zustande kommt, daß die mit dem Wachstum verbundene Trockensubstanzbildung rascher erfolgt als die Stickstoffnachlieferung (HÖHNE und FIEDLER 1963). Die absoluten Stickstoffmengen nehmen zunächst also keineswegs ab, sondern vielmehr zu.

OLSEN 1947 - 49, der den N-Gehalt von *Fagus*-Blättern sowohl in absoluten Mengen pro Blatt als auch in relativen Werten ausdrückte,

konnte zeigen, daß die Blätter bis Juni wachsen und ihre absoluten Mengen pro Blatt dabei zunehmen, während die Relativwerte bereits in dieser Phase abzunehmen beginnen. Schon im vorigen Jahrhundert haben RISSMÜLLER 1874 und DULK 1875 (beide zitiert nach SWART 1914) ebenfalls für *Fagus*-Blätter ähnliches nachweisen können.

Auch die flächenbezogenen Stickstoffmengen der Krautschicht und einzelner Arten (oberirdische Teile, vgl. Tabelle 23) nehmen ja zunächst von Mai bis etwa August zu und zeigen damit an, daß die Abnahme der relativen Gehalte in der Tat auf einem gegenüber dem Wachstum zurückbleibenden N-Zustrom in die oberirdischen Teile und Blätter zurückzuführen ist.

Allerdings werden auch während der Vegetationsperiode die Stickstoffvorräte umverteilt (dies kommt bei der Analyse der gesamten oberirdischen Pflanzenmasse nicht zum Ausdruck), wobei das individuelle Alter der Organe ausschlaggebend ist für den Stickstoffgehalt. Junge Blätter erweisen sich immer als N-reicher als ältere; dem entspricht, daß Blätter höherer Insertion im allgemeinen einen höheren Gesamtstickstoff- und Eiweißgehalt haben als tieferstehende. Offenbar wird also die N-Ernährung junger Blätter und Organe auf Kosten älterer sichergestellt. (ENGEL 1929, MOTHESS 1931, PIRIE 1955, McKEE 1958, FISCHER 1958b, 1967, MÜNTZ 1966, LYR et al. 1967). Bei vielen Arten ist eine Verlagerung von stickstoffhaltigen Verbindungen in die Früchte und Samen hinein auf Kosten der oberirdischen vegetativen Organe nachgewiesen worden. Durch Markierungsversuche mit N^{15} konnte bei Citrus-Blättern gezeigt werden, daß 25 - 30% des gesamten Blattstickstoffs an Orte verstärkten Wachstums abgegeben werden können (SMITH 1962).

Ein noch größeres Ausmaß erreicht die Umverteilung der Stickstoffmengen gegen Ende der Vegetationsperiode, wo ein großer Teil des Stickstoffs aus vergilbenden oder absterbenden Pflanzenteilen abtransportiert und in Überdauerungsorganen gespeichert wird. Es kommt so zu einer beträchtlichen Verringerung der absoluten N-

Mengen in den Blättern (SWART 1914, WILLIAMS 1955, FISCHER 1958b, 1967, REINBOTHE 1962, HÖHNE und FIEDLER 1963).

Für Buchenblätter ist ein Rücktransport vor dem Laubfall in Höhe von 45% des Ges.-N-Gehaltes, für Apfelbäume von 35 - 40% nachgewiesen worden (MURNEEK 1930, ECHEVIN 1931, beide zitiert nach OLSEN 1947 - 49). McKEE 1958^a berichtet in seinem Sammelreferat von ähnlichen Befunden für andere Pflanzenarten.

Allerdings wird nicht der gesamte Stickstoff aus den im Herbst absterbenden Pflanzenteilen zurückverlagert. Der Pflanze gehen größere Stickstoffmengen durch Auswaschen aus vergilbenden und vermutlich auch aus intakten grünen Blättern verloren (STENLID 1958, FISCHER 1958b, 1967, TUKEY 1970). SWART 1914 sowie HÖHNE und FIEDLER 1963 haben große Unterschiede im N-Gehalt von vergilbten und grünen Blättern nachgewiesen, die jedenfalls z. T. auf Auswaschungsverluste infolge von Niederschlägen zurückzuführen waren. Natürlich sind auch mit dem Abwurf der vergilbten Blätter, die noch gewisse Stickstoffmengen enthalten, N-Verluste für die Pflanze verbunden.

5.1.2.4. Stoffwechsel und vegetationszeitliche Dynamik der Proteine und der niedermolekularen N-Verbindungen

Aus alledem ist bereits ersichtlich, daß der Stoffwechsel N-haltiger Verbindungen in den Blättern besonders intensiv ist. Dies hängt natürlich in erster Linie mit der Photosynthese zusammen. Vor allem die Mesophyllzellen der Blätter enthalten große Proteinnengen, der größere Teil davon mit Strukturfunktionen in Membransystemen (YFMM 1958). Allein 30 - 50% des Gesamtproteins eines Blattes sind in den Chloroplasten als Struktur- und Enzymprotein^a lokalisiert (PIRIE 1955, McKEE 1958^a). Chloroplasten bestehen zu 40 - 50% aus Proteinen (McKEE 1958^a).

Nach unseren heutigen Vorstellungen laufen in lebenden Zellen ständig Proteinaufbau und -abbau nebeneinander ab. In jungen Blättern überwiegt die Synthese, so daß es zu einer Vermehrung der Proteine kommt. Ausgewachsene Blätter haben einen relativ konstanten Proteingehalt, der das Ergebnis eines Gleichgewichts zwischen Eiweißsynthese und Eiweißabbau darstellt. In älteren Pflanzenteilen überwiegen die proteolytischen Prozesse, so daß es wieder zu einer Verringerung der Proteinmengen kommt. Im einzelnen unterliegt das Ausmaß von Auf- und Abbau einer komplizierten Steuerung durch zahlreiche Faktoren: Wachstumshormone, Enzyme, pH-Wert und Redoxpotential spielen als endogene Faktoren eine Rolle, wohingegen Temperatur, Lichtverhältnisse und Mineralstoffernährung (besonders K und Ca) als exogene Faktoren regulierend eingreifen können (STEWART 1963, MÜNTZ 1966, HUMPHRIES 1968, KLYACHKO 1968, KANNANGARA and WOOLHOUSE 1968, LÖTSCH 1969, 1971, STEWART 1969, BERGMANN et al. 1970, WELANDER 1970, KOCH 1971, MARTIN 1971, KULL 1972, MARTIN and THIMANN 1972, METZNER 1973).

Der Pool löslicher Stickstoffverbindungen enthält neben solchen Aminosäuren, die direkt mit dem Proteinaufbau und -abbau in Verbindung stehen, eine Reihe weiterer niedermolekularer N-Verbindungen. Diese dienen in erster Linie dem N-Transport und der N-Speicherung, in manchen Fällen aber auch dazu, Ammoniak unschädlich zu machen, das in höheren Konzentrationen als schweres Zellgift wirken kann (ENGEL 1929, FISCHER 1958b, LOOMIS and STUMPF 1958, REINBOTHE 1962, SCHUMACHER 1967, SPECHT-JÜRGENSEN 1967, METZNER 1973).

Innerhalb der verschiedenen pflanzensystematischen Gruppen sind inzwischen eine große Anzahl solcher Verbindungen entdeckt worden. Davon sollen nur die wichtigsten kurz erwähnt werden. Am häufigsten sind offenbar die säureumide Asparagin und Glutamin zu beobachten, die in Pflanzen ubiquitär verbreitet sind. Besonders bei vermehrtem Proteinabbau oder bei einer gestörten Eiweiß-

synthese ist eine Amidakkumulation zu beobachten. Bei den einheimischen Betulaceae und Juglandaceae ist Citrullin, bei einer Reihe anderer Pflanzen (u. a. bei den Gramineae) das verwandte Arginin verbreitet, während das ebenfalls hierher gehörende Ornithin bisher kaum in nennenswertem Umfang als Speicher- und Transportverbindung gefunden wurde. Die Ureide Allantoin und Allantoin-säure sind im wesentlichen auf die Boraginaceae, Aceraceae und Hippocastanaceae beschränkt. Als letztes sei die γ -Aminobuttersäure genannt, die offenbar, wie andere niedermolekulare N-Verbindungen und bestimmte wasserlösliche Proteine auch, mit der pflanzlichen Kälte- und Trockenresistenz in Verbindung steht. Übereinstimmend wird zumeist von einer Zunahme dieser Verbindungen unter den genannten Stressbedingungen berichtet (u. a. PAULI and MITCHELL 1960, ZECH and PAULI 1962, PAULI 1963, CHEN et al. 1964, PAULI and ZECH 1964, PROTSSENKO 1968, BABENKO 1969, HUBAC et al. 1969, HUBAC et GUERRIER 1972, TAYLOR et al. 1972).

Mit diesen Erörterungen sind nicht nur die Unterschiede zwischen den Blättern und den übrigen Organen der untersuchten Pflanzen weitgehend erklärt, sondern sie ermöglichen auch eine Interpretation der vegetationszeitlichen Dynamik der beiden Stickstoff-Fraktionen. Im Frühjahr, zur Zeit des stärksten Wachstums und der damit verbundenen höchsten Proteinsyntheserate, werden die in den Überdauerungsorganen gespeicherten N-Verbindungen mobilisiert, und es kommt zu einem starken Einstrom dieser Verbindungen in die Blätter hinein. Offenbar können aber selbst bei maximaler Syntheserate die N-Verbindungen nicht so rasch in Proteine eingebaut werden wie sie von den Reservoirs her angeliefert werden, so daß es zu einer vorübergehenden Akkumulation in den Blättern kommt. Trotz z. T. größerer Kohlenhydratreserven ist denkbar, daß die für die Proteinsynthese als Kohlenstoffgerüste benötigten Kohlenhydrate nicht in ausreichender Menge zu Verfügung

stehen. Die Kohlenhydrate sind ja nicht nur Ausgangspunkt zahlreicher, weiterer Synthesewege (z. B. aller Zellwandsubstanzen), sondern sie betreiben außerdem einen großen Teil des katabolischen Energiestoffwechsels.

An diese Synthesephase schließt sich eine stationäre Phase an, bei der die Proteinmengen gleichbleiben oder nur noch geringfügig zunehmen (vgl. die flächenbezogenen Proteingehalte der Krautschicht und einzelner Arten in Tabelle 24). Charakteristisch ist für diese Phase auch der sehr niedrige Anteil des lösl. N am Ges. - N. Die gleichzeitige Abnahme der relativen Proteingehalte wird vermutlich durch eine stärkere Zunahme organischer Nichtprotein-Verbindungen verursacht.

Der Beginn der Phase überwiegenden Proteinabbaus ist erkennbar am Wiederanstieg des Anteils von löslichem N am Ges. -N. Der Rücktransport N-haltiger Verbindungen in die Überdauerungsorgane beginnt und führt schließlich zu niedrigen Prot. -N-Gehalten in den oberirdischen Organen.

OLSEN 1947 - 49, der den Gehalt lösl. N-Verbindungen im Preßsaft von Fagus-Blättern untersuchte, fand darin in den Sommermonaten 2% des gesamten Blattstickstoffs, im Frühling dagegen bis zu 9% und im Herbst sogar 11%. Ähnliche Ergebnisse berichtet FISCHER 1958b für verschiedene andere Arten, z. B. auch für die Eiche, bei der der Gehalt an lösl. Stickstoff im Herbst zwei- bis zehnmal so hoch liegt wie im Sommer. LÄHDESMÄKI 1968 wies für *Salvinia natans*, *Medicago sativa* und *Datura suaveolens* eine Zunahme der γ -Aminobuttersäure mit zunehmendem Blattalter nach. Eine Zusammenfassung weiterer Literaturbefunde gibt SCHUMACHER 1967.

Übrigens konstatiert bereits SWART 1914 aufgrund von Untersuchungen anderer Autoren, "daß die leicht löslichen Aminosäuren im Gegensatz zum Eiweiß und Gesamt-N des öfteren eine Anreicherung im vergilbenden Blatt erfahren".

In den unterirdischen Organen verlaufen die Wachstumsvorgänge und der Proteinstoffwechsel offenbar viel gleichmäßiger als in den oberirdischen Organen. Die Proteingehalte unterirdischer Teile unterliegen daher kaum vegetationszeitlichen Schwankungen.

Von besonderem Interesse sind die Gehalte löslicher N-Verbindungen in den unterirdischen Organen. Nicht nur die Anteile des löslichen N am Ges.-N, sondern auch die prozentualen Gehalte löslichen Stickstoffs liegen in den unterirdischen Teilen deutlich höher als in den oberirdischen.

Die unterirdischen Organe sind Aufnahmeorte für die anorganischen Stickstoffverbindungen. Während das Ammoniumion bereits in der Wurzel direkt in organische Substanz eingebaut werden kann (LYR et al. 1967), muß das Nitration erst reduziert werden. Dies geschieht durch ein adaptives Enzym, die Nitratreduktase, welches nur in Gegenwart von NO_3^- gebildet wird. Die Reduktion kann sowohl als lichtabhängiger Prozeß in den Blättern als auch bei völliger Dunkelheit in den unterirdischen Pflanzenteilen ablaufen, wobei vermutlich unterschiedliche Reduktasen benötigt werden (BEEVERS and HAGEMAN 1969, METZNER 1973). Offenbar kann die Nitrataufnahme der Wurzeln durch den nitratverwertenden Sproß reguliert werden (BEN-ZIONI et al. 1970, 1971). Bereits die teilweise in den Wurzeln ablaufende N-Assimilation bedingt vermutlich einen erhöhten Gehalt lösl. N-Verbindungen in diesen Organen.

Als weitere Ursache kommt hinzu, daß niedermolekulare N-Verbindungen anscheinend auf dem Umweg über die Wurzeln verlagert werden. MOTHES 1958 gelangt zu der Feststellung, daß der Austausch dieser Substanzen zwischen den Hälften einer Blattspreite durch Vermittlung der Wurzeln leichter möglich sei als auf direktem Wege.

Die größte Bedeutung erlangen die unterirdischen Organe wohl aber im Hinblick auf ihre Speicherfunktion und wahrscheinlich

auch ihre Synthesefähigkeit für bestimmte lösl. N-Verbindungen.

In Einklang mit den eigenen Befunden charakterisiert McKEE 1958b die vegetativen Speicherorgane durch ihren niedrigen Protein-N-Gehalt und hohe Gehalte an Nichtprotein-Stickstoff. Besonders deutlich ist die Speicherfunktion bei den fleischigen Rhizomen von *Oxalis acetosella* und *Polygonatum verticillatum* zu erkennen, bei denen der Anteil des lösl. Stickstoffs am Ges. -N durchschnittlich fast 50% ausmacht. GRÜNTUCH 1929 fand z.B. bei *Oxalis tetraphylla* einen ähnlich hohen Anteil des lösl. N (je nach Jahreszeit 47,6 - 56,7%).

Nach REINBOTHE 1962 sind die Wurzeln auch Orte bevorzugter Synthese von löslichen N-Speicherstoffen. Vor allem für die Ureide und Citrullin scheint dies weitgehend gesichert zu sein.

Bei holzigen Pflanzen können nicht nur die Wurzeln, sondern auch die Stämme (vor allem deren Rinde) als Speicherorgane für lösl. N-Verbindungen fungieren.

5.1.3. Lipidgehalt

5.1.3.1. Zusammensetzung und Vorkommen der Lipide

Die als Lipide zusammengefaßten überwiegend hydrophoben Substanzen zeichnen sich vor allem durch ihre Wasserunlöslichkeit und eine entsprechende Löslichkeit in verschiedenen organischen Lösungsmitteln aus. Von der Struktur und Funktion her gesehen handelt es sich um recht unterschiedliche Verbindungen. Man unterscheidet im wesentlichen Fette (ein Gemisch von Estern des Glycerins mit höhermolekularen Fettsäuren), Wachse (Ester einwertiger höherer Alkohole), Cutin und Suberin (chemisch noch weitgehend ungeklärt, jedenfalls hohe Hydroxyfettsäure-Anteile), Phospholipide und Glykolipide (Verbindungen unter Beteiligung der Phosphorsäure bzw. einer Zuckerkomponente), fettlösliche Pig-

mente (Carotinoide und Chlorophylle) und Steroide (Ester von Fettsäuren mit höhermolekularen zyklischen Alkoholen).

(KRETOWITSCH 1965, MÜNTZ 1966, KARLSON 1970, METZNER 1973).

Fette treten in erster Linie als Reservestoffe vor allem in pflanzlichen Samen und Früchten auf. Wachse und die Verbindungen Cutin und Suberin dienen als Bestandteile der Cuticula und der Zellwände der Ausbildung wirksamer Abschlußgewebe. Phospho- und Glykolipide sind wesentlich am Aufbau der Membransysteme beteiligt und in allen Pflanzenzellen, besonders aber in grünen, chloroplastenreichen Geweben vorhanden. Auch die genannten Pigmente stehen in direktem Zusammenhang mit den Photosynthese betreibenden Blattorganen. Zu den Steroiden gehören außer den ebenfalls am Aufbau der Elementarmembranen beteiligten Phytosterinen auch die bekannten Steroidalkaloide. (KRETOWITSCH 1965, HESS 1970, KARLSON 1970).

5.1.3.2. Organspezifische Unterschiede

Die verschiedenen pflanzlichen Organe unterscheiden sich, wie bereits angedeutet, in ihrer Lipidausstattung sowohl quantitativ als auch qualitativ erheblich voneinander. Die höchsten Lipidgehalte treten bei fett- und ölspeichernden Samen und Früchten auf. Bei der Kokospalme z. B. findet man in der aus den Samen gewonnenen Kopra 60 - 67% Fett. Rapssamen enthalten etwa 35 - 45% Öl. Andere Samen, z. B. die der vorwiegend Kohlenhydrate speichernden Gräser und Schmetterlingsblütler, enthalten nur 1 - 5% fettartige Substanzen. (MEARA 1957, BAUMEISTER und REICHART 1969).

Für die Lipidgehalte der Blätter höherer Pflanzen liegen sehr unterschiedliche Werte vor. ROTSCH 1965 gibt mit 0,3 - 1,5% einen sehr niedrigen Bereich an. In etwa stimmen damit die Befunde

von AHMED et al. 1970/71 überein, die allerdings die gesamten oberirdischen Pflanzenteile vier verschiedener *Centaurea*-Arten untersuchten und 1,5 - 2,5% Lipide fanden. Die ätherlöslichen Extraktstoffe machen in 7 verschiedenen Wasserpflanzen 0,73 bis 2,54% der Trockensubstanz aus (LITTLE 1968).

Nach CROMBIE 1958 enthalten grüne Blätter von *Ligustrum vulgare* 1,0%, von *Vicia faba* 2,0%, von *Acer negundo* 4,3% und von *Zea mays* 6,1% Lipide. In den Blättern von *Mentha aquatica* sind 5% und in Gräsern 4 - 6% (MEARA 1957), nach LOVERN 1957 sogar über 7% Lipide, bei *Festuca elatior* ssp. *arundinacea* 3,29 - 5,97% ätherlösliche Verbindungen (ALVES 1956) gefunden worden. Für Blätter der Zuckerrübe gibt BEISS 1969 die beachtliche Schwankungsbreite von 2,6 - 11,0% Lipide an. RADUNZ fand 7% Lipide in den Wedeln von *Dryopteris filix-mas* (in den Monaten August und September), in Blättern von *Antirrhinum majus* durchschnittlich sogar 12,5% Lipide (RADUNZ 1964, 1966, 1968).

Die Lipidgehalte der Wurzeln sind im allgemeinen wesentlich niedriger als diejenigen der Blätter. Nur in Ausnahmefällen dienen unterirdische Organe der Speicherung von Fetten und Ölen. Demzufolge überschreitet der Lipidgehalt der Wurzeln nur sehr selten den Wert von 10% (MEARA 1957). Nach BEISS 1969 sind in den Wurzeln der Zuckerrübe je nach Jahreszeit 0,34 - 4,14% Lipide vorhanden. Die von RADUNZ 1964 untersuchten Wurzeln von *Antirrhinum majus* enthielten 2,4% Lipide. In der Wurzelrinde von *Fagus sylvatica* fand GÄUMANN 1935 0,35%, im Wurzelholz 0,13% Fett.

Holz und Rinde von Bäumen und Sträuchern enthalten ebenfalls meist nur geringe Lipidmengen. HOSSFELD and HUNTER 1958 geben einen Wert von 3,9% (Petroläther-Extrakt) für die Rinde von *Populus tremuloides* an. POLLER und HOFFMANN 1967 fanden im Buchenholz 0,30 - 0,42% ätherlösliche Extraktstoffe. Für viele Baumarten ist das Vorkommen von Fetten nachgewiesen. Nach LYR et al. 1967 enthalten Eiche und Ahorn nur sehr wenig Fett, Esche, Ulme und

Erle 0,5 - 1,0%, Birke, Weide u.a. 0,75 - 2,0%, Linde und Kiefer sogar 6 - 7% (im Winter). Für die Rinde von *Tilia cordata* werden 2,3%, für die von *Hippophaë rhamnoides* 3% Fett angegeben (HILDITCH 1964). Nach GÄUMANN 1935 schwankt der Fettgehalt in den Zweigen von *Fagus sylvatica* im Jahresgang zwischen 0,30 und 1,63%. Durchschnittlich enthalten die Zweige 0,8%, die Astrinde 1,1% und das Astholz 0,1% Fett. Für die Stammrinde gibt GÄUMANN Mittelwerte von etwa 1,2%, für Jungholz 0,15% und für Reifholz 0,11% an. Die von FISCHER 1891 und später von SINNOT 1918 (beide zitiert nach LYR et al. 1967) getroffene Unterscheidung zwischen "Fett-" und "Stärkebäumen" ist bisher offenbar nicht genauer überprüft worden.

Die unterirdischen Organe der untersuchten Waldbodenpflanzen und die verholzten Sproßachsen der beiden Holzgewächse können in Übereinstimmung mit den Literaturbefunden als lipidarme Organe angesehen werden. Auf welche Gruppe der Lipide der im Vergleich zu den anderen Arten erhöhte Wert bei den unterirdischen Organen von *Oxalis* zurückzuführen ist, kann ohne genauere Untersuchung nicht entschieden werden. Offenbar spielt aber der besondere Bau dieser Organe eine Rolle. Nach HEGI 1924 und KIRCHNER et al. 1927 handelt es sich bei der Grundachse von *Oxalis acetosella* um ein Organ, das als Übergangsform von Rhizom und Zwiebel gedeutet werden kann. An den Internodien dieses Organes treten kleine, schuppenartige Niederblätter (WEBER 1958 deutet diese Organe als basale Abschnitte der Laubblätter) auf, die an der Spitze der Achse dicht zusammengedrängt in größerer Zahl vorhanden sind. Diese fleischigen Niederblätter sind häufig rötlich gefärbt. Es ist wahrscheinlich, daß der hohe Lipidgehalt in erster Linie auf diese zahlreichen Niederblätter, evtl. auf deren Farbstoffgehalt, zurückzuführen ist. Bei den ebenfalls erhöhten Lipidgehalten von *Polytrichum* (nichtgrüne Teile) spielen vermutlich Abbauprodukte der Pigmente in den teilweise abgestorbenen, bräunlichen Blättchen eine Rolle.

Der hohe Lipidgehalt der oberirdischen Teile und besonders der Blattorgane ist in erster Linie auf die Chloroplasten der grünen Gewebe zurückzuführen. Dies kann an einem diesbezüglich recht gut untersuchten Objekt, *Antirrhinum majus*, gezeigt werden: Zwar ist das Trockengewicht eines Chloroplasten mit 30×10^{-12} g verschwindend klein, es sind aber pro cm^2 Blattfläche durchschnittlich 27×10^6 Chloroplasten vorhanden. Die Blätter bestehen nur zu 11,6% aus Lipiden, während die Chloroplasten 21% und deren Lamellarsystem sogar 46% Lipide enthalten. Hauptbestandteile der ätherlöslichen Blattlipide sind mit einem Anteil von 11,9% und 4,9% Chlorophyll a und b und vor allem die beiden Galaktolipide Monogalaktosyldiglycerid und Digalaktosyldiglycerid mit Anteilen von 24,4% und 19,5%. (KOENIG 1969, 1971, 1972). RADUNZ 1964 und 1966 fand, daß je nach Entwicklungsstadium der Pflanze 29 - 55% der Blattlipide in den Chloroplasten lokalisiert sind.

In diesem Zusammenhang sind auch die hohen Lipidgehalte der Sauerklee-Blätter zu erwähnen. *Oxalis acetosella*, als schon klassisches Beispiel einer Schattenpflanze (vgl. WALTER 1960, LÖHR und HANSEN 1963), ist in der Tat, wie SCHULZE 1972 für das Luzulo-Fagetum des Hochsolling zeigen konnte, aufgrund einer hohen photosynthetischen Kapazität optimal an das Lichtklima angepaßt (vgl. auch GOLD 1969). Dafür ist offensichtlich ein besonders hoher Chlorophyllgehalt Voraussetzung.

Die früher mitgeteilten Lipidgehalte verschiedener Waldbodenpflanzen aus dem Hochsolling (BENNERT 1970, BORNKAMM und BENNERT 1971) sind wegen der methodischen Mängel, vor allem der Hitzetrocknung, nicht mit den vorliegenden Lipidgehalten vergleichbar.

5.1.3.3. Die vegetationszeitliche Dynamik der Lipidgehalte

Über die jahreszeitlichen Schwankungen der Lipidgehalte und einzelner Komponenten liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor.

In den unterirdischen und verholzten Organen der untersuchten Arten ist der Lipidgehalt nur geringfügigen Veränderungen unterworfen. In Rübenwurzeln nimmt nach BEISS 1969 der Lipidgehalt von 2,41% (im Juni) auf 0,40% (Ende Oktober) ab. Dabei muß allerdings berücksichtigt werden, daß die Zuckerrübe im Gegensatz zu den ausdauernden Waldbodenpflanzen eine hapaxanthe Art ist. Bei ihr besteht die gesamte Wurzelmasse in den ersten Monaten der Vegetationsperiode aus jungem Gewebe.

Die Abhängigkeit des Blattlipidgehaltes vom Entwicklungsstadium hat RADUNZ 1964 und 1966 an *Antirrhinum majus* untersucht. Er fand, daß der Gehalt chlorophyllfreier Lipide vom jugendlichen Stadium bis hin zum Blütenstadium weitgehend konstant war. Im fruchtenden und besonders im alternden Zustand war der Gehalt dagegen deutlich erniedrigt. Der Chlorophyllgehalt verhielt sich anders und stieg nach einem niedrigen Wert im jugendlichen Stadium bis zum Blühstadium an, um anschließend wieder rasch abzufallen. Niedrigste Werte wurden bei alternden Pflanzen gefunden. TITZE 1969 fand in vegetativen Pflanzenteilen des Sommerweizens von April bis Mai eine Zunahme des Rohfettgehaltes (Dichlormethan-Extrakt) von 8,8% auf 11,8% (zeitweilig sogar auf 17,8%) und eine anschließende kontinuierliche Abnahme auf Werte unter 2%. Eine Abnahme des Chlorophyllgehaltes und anderer Pigmente in alternden Blättern ist von zahlreichen Autoren nachgewiesen worden (z.B. TAVANT 1967, FLECK-GERNDT 1971, BENECKE 1972, SPENCER and TITUS 1972).

Die Veränderungen der das Chlorophyll mit einschließenden Lipidgehalte der Waldbodenpflanzen stimmen mit diesen Befunden insofern überein, als bei den wintergrünen Arten (einschließlich *Oxalis*) nach einem Maximum im Sommer ein stetiger Abfall eintritt.

Ein großer Teil dieser Dynamik geht vermutlich auf den sich verändernden Chlorophyllanteil zurück.

Dem steht bei den laubabwerfenden Arten (*Fagus* und *Sorbus*) sowie bei den im Herbst rasch vergilbenden *Polygonatum*-Sprossen ein etwas anderer vegetationszeitlicher Verlauf entgegen. Die Gehalte sind hier zu Beginn der Vegetationsperiode am höchsten, nehmen bis September mehr oder weniger stark ab, um dann erneut anzusteigen. Ohne die Ursachen dafür im Augenblick genauer analysieren zu können, hängt dies aber offensichtlich damit zusammen, daß die Organe dieser Arten im Oktober bereits sehr stark gealtert und vergilbt waren. Im November waren die Blätter bereits abgefallen und die *Polygonatum*-Sprosse lagen flach am Boden. Für Algen, Pilze und Blätter höherer Pflanzen ist nach MÜNTZ 1966 eine im Alter auftretende Fettanhäufung ("Altersfett" oder "Degenerationsfett") nachgewiesen. RADUNZ 1966 und KOENIG 1971 weisen darauf hin, daß beim Altern von Blättern die Plastochinonmenge, die allerdings nur einen geringen Anteil am Gesamtlipid besitzt, zunimmt. Die Chinone enthaltenden Plastoglobuli pflegen in älteren Blättern vermehrt aufzutreten (vgl. z. B. LICHTENTHALER 1969).

Vermutlich hat RADUNZ bei seinen Untersuchungen die späte Alterungsphase mit Vergilbungserscheinungen der Blätter nicht mehr erfaßt.

Der Lipidstoffwechsel kann außer durch Alterungsprozesse auch stark durch exogene Faktoren wie Temperatur, Mineralstoffernährung und Sauerstoffkonzentration sowie Wachstumsstoffe beeinflusst werden (GERLOFF et al. 1966, BERINGER 1967, BERINGER und SAXENA 1968, FABIAN 1969a, 1969b, DOMPERT und BERINGER 1970, KUIPER 1970, BERINGER 1971, TEVINI 1971a, 1971b, KUIPER und STUIVER 1972, KULL 1972, TEVINI 1972).

Die Frage der Verlagerung von Fetten und Fettvorstufen ist offenbar ungeklärt. ZILLER 1957 referiert einige ältere positive Befunde. Zwar ist auch nach SCHUMACHER 1967 das Auftreten von

Lipoiden in Siebröhren mehrfach berichtet worden, aber keineswegs sichergestellt, daß es sich dabei nicht um siebröhreneigene Plasmabestandteile handelt.

5.1.4. Kohlenhydratgehalt

5.1.4.1. Gehalt an löslichen Kohlenhydraten und Stärke

5.1.4.1.1. Zusammensetzung und Vorkommen der löslichen Kohlenhydrate

Kohlenhydrate sind in Pflanzenzellen von hervorragender Bedeutung. Dies wird allein schon durch die Tatsache deutlich, daß ihr Anteil an der pflanzlichen Trockensubstanz in aller Regel mehr als 50% ausmacht (ARNOLD 1958). Von der Funktion her lassen sich die Polysaccharid-Gerüstsubstanzen der pflanzlichen Zellwand von den nieder- und auch höhermolekularen als Reserve- oder Baustoffe dienenden Kohlenhydraten unterscheiden. Zu der zuletzt genannten Gruppe gehören neben der Stärke vor allem die löslichen Kohlenhydrate. Diese umfassen alle niedermolekularen Verbindungen, also Mono- und Disaccharide, aber auch verschiedene höhermolekulare Oligo- und Polysaccharide.

Von den Monosacchariden sind neben den vor allem als Zwischenprodukte des Kohlenhydratstoffwechsels auftretenden Triosen und Tetrosen besonders die Pentosen und Hexosen (die häufig in phosphorylierter Form vorliegen) zu erwähnen. Mit Ausnahme des im Pentosephosphat-Zyklus auftretenden Sedoheptulose-7-phosphats sind Heptosen weniger häufig anzutreffen. Eine gewisse Bedeutung hat die Sedoheptulose, die nach KULL 1965 bei einer Reihe von Arten, vor allem aus der Familie der Crassulaceae, nachgewiesen ist. Von den Disacchariden ist nur die Saccharose allgemein verbreitet, während Maltose, Gentibiose u. a. sehr viel seltener

sind. Eine ganze Reihe verschiedener Oligosaccharide (Tri-, Tetra-, Pentasaccharide usw.) sind in Pflanzen nachgewiesen worden. Sie sind offenbar besonders als Speicherkohlenhydrate in vegetativen Pflanzenteilen bedeutend (SHAFIZADEH and WOLFROM 1958, JEREMIAS 1964). Zu den löslichen Polysacchariden gehören vor allem die als Speichersubstanzen dienenden Fruktosane. Auch Uronsäuremoleküle können zu Polysacchariden, den sogenannten Pektinen, zusammentreten. Zwar sind die reinen unveresterten Pektinsäuren wasserunlöslich, es kommt aber häufig zu einer Veresterung mit Methylalkohol, wodurch die Verbindungen zu einem gewissen Grad wasserlöslich werden (HENGLEIN 1955). Pektine werden häufig von Arabanen und Galaktanen begleitet.

Von den niedermolekularen Kohlenhydraten sind die in direktem Zusammenhang mit der Photosynthese stehenden freien Monosaccharide Glukose und Fruktose und das Disaccharid Saccharose von universeller Verbreitung. HOLLIGAN and DREW 1971 haben diese Verbindungen bei Algen, Moosen, Farn- und Blütenpflanzen, Fruktose und Glukose auch bei Pilzen und Flechten nachweisen können.

Bei den höheren Pflanzen kommen diese niedermolekularen Verbindungen in allen Organen vor. Von den zahlreichen diesbezüglichen Untersuchungen sollen nur die Arbeit von SIMOLA 1969, in der diese Zucker in Wurzeln, Sproßachsen, verschieden alten Blättern, Knospen und Blüten verschiedener Lathyrus-Arten nachgewiesen wurden, und diejenige von FRANZ und MEYER 1972 Erwähnung finden, in der der Nachweis für Blätter und, soweit untersucht, auch für Wurzeln, Rhizome und Samen von verschiedenen Gentianaceen-Arten erbracht wurde.

Bei Holzpflanzen gehören Glukose, Fruktose und Saccharose ebenfalls zu den allgemein verbreiteten Zuckern. JEREMIAS 1964 wies sie in Blättern von *Ilex aquifolium* und *Buxus sempervirens* und in Nadeln von *Pinus mugo* nach. In der Rinde dieser und an-

derer Arten waren sie das ganze Jahr über vorhanden. Weitere Nachweise in verschiedenen Teilen von Holzpflanzen haben u. a. geführt: JEREMIAS 1958, SMITH and ZAVARIN 1960, ATANASIU 1968, OLOFINBOBA 1969, SEYBOLD 1969, KLUGE 1970, LITTLE 1970, BRAUN et al. 1971, BRECKLE und KULL 1971.

Auf die Oligosaccharide, die in der vorliegenden Arbeit nur indirekt in Form ihrer Monosaccharidbausteine erfaßt werden konnten, soll nicht näher eingegangen werden.

Besondere Erwähnung verdient dagegen das Vorkommen von Fruktosanen bei *Deschampsia flexuosa* und *Polygonatum verticillatum*, das offenbar bisher in der Literatur noch nicht erwähnt worden ist. Fruktosane kommen als lösliche Speicherkohlenhydrate in vielen Pflanzenfamilien, vor allem aber bei Kompositen, Gramineen und Liliaceen vor. Man kann zwei große Gruppen der Fruktosane unterscheiden: den Inulin-Typus, bei dem eine 1,2-glycosidische Verknüpfung der Fruktosemoleküle überwiegt, er kommt vor allem bei Kompositen vor, und den Phlein-Typus mit vorherrschend 2,6-glycosidisch verbundenen Fruktosemolekülen, der bei den Gräsern verbreitet ist. Daneben sind aber auch eine Reihe verzweigter Fruktosane wie das Triticin von *Agropyron repens*, das Hordecin der Gerste, das Asparagosin der Spargelwurzel u. a. m. bekannt. (NEUMÜLLER 1958, HEGNAUER 1963, METZNER 1973). Der Polymerisationsgrad dieser Polysaccharide kann sehr unterschiedlich sein: Vier bis mehrere Hundert Zuckermoleküle können in einem Fruktosanmolekül vereinigt sein (GROTELUESCHEN and SMITH 1968, SUZUKI 1968).

Wie die eigenen Untersuchungen bestätigen, werden Stärke und Fruktosane offenbar nicht nebeneinander gespeichert. Bei den Gräsern kann man in chemotaxonomischer Hinsicht Zuckergräser, die Stärke und Saccharose speichern, sowie Fruktosangräser, die Fruktosane (oft zusammen mit Saccharose) als Speicherstoffe führen, unterscheiden. Letztere sind weitgehend auf die Unterfamilie der Festucoideae beschränkt. Aus der Verwandtschaft von

Deschampsia flexuosa sind die ebenfalls zu den Aveneae gehörenden Arten *Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens*, *Phleum pratense* u. a. bei den Fruktosangräsern einzuordnen (HEGNAUER 1963, SMITH 1969). Seit längerem ist bekannt, daß geographische und ökologische Faktoren auf die Verbreitung der laevuliferen (Fruktosan-) und sacchariferen (Stärke-) Gräser einen Einfluß haben. In den Tropen und Subtropen herrschen offenbar die sacchariferen und in den gemäßigten Zonen die laevuliferen Arten vor (HEGNAUER 1963, OKAJIMA and SMITH 1964, SMITH and GROTE-LUESCHEN 1966, SHEARD 1967, OJIMA and ISAWA 1968).

Bei den Liliaceae sind, wie bei anderen Familien der Monokotyledonen auch, viele Arten von überwiegender Stärkespeicherung zur Speicherung andersartiger Polysaccharide übergegangen, die z. T. den Fruktosanen, aber auch den Glukomannanen oder pektinähnlichen Stoffen zugeordnet werden können (HEGNAUER 1963).

Bei einigen mit *Polygonatum verticillatum* verwandten Arten gibt es bereits Hinweise auf das Vorkommen von Fruktosanen. In *Polygonatum officinale* wurde ein lösliches Polysaccharid gefunden, das nach der Hydrolyse Glukose, Fruktose und Arabinose lieferte; *Polygonatum severzonii* enthält ein nichtreduzierendes Trifruktosid ("Polygonatin") (HEGNAUER 1963). In den Rhizomen von *Polygonatum canaliculatum* sind neben Fruktose, Glukose und Saccharose auch Fruktosane nachgewiesen worden (ERVIN and SYPERDA 1971).

Bei *Polygonatum verticillatum* trat im Extrakt der löslichen Kohlenhydrate neben der dominierenden Fruktose auch Glukose und in geringen Mengen Rhamnose sowie, ähnlich wie bei den meisten anderen Arten, Spuren von Xylose und Galaktose als Hydrolyseprodukte auf. Die Glukose kann offenbar als ein Bestandteil der Fruktosane angesehen werden; die Synthese der Fruktosane geht nämlich häufig von der Saccharose aus (EDELMAN and JEFFORD 1968, HEHL 1971). In den Fruktosanen von *Bromus* wurde ein Glukosegehalt von 7% nachgewiesen (WANNER 1958b). Bei den anderen

Zuckern, vor allem bei der Rhamnose, handelt es sich vermutlich um Bestandteile wasserlöslicher Schleimstoffe oder Pektine. Gerade für die Liliaceen ist ja, wie bereits erwähnt, auch das Vorkommen pektinähnlicher Schleimstoffe als Speichersubstanzen charakteristisch.

5.1.4.1.2. Vorkommen der Stärke

Stärke ist das häufigste pflanzliche Polysaccharid mit Speicherfunktion. Sie ist im ganzen Pflanzenreich weit verbreitet, nicht nur bei höheren Pflanzen, sondern auch bei niederen Organismen, wo sie allerdings häufig durch Verbindungen mit etwas abweichender chemischer Struktur ersetzt wird. In den höheren Pflanzen wird bei hoher photosynthetischer Zuckeranlieferung Stärke direkt im Stroma der Chloroplasten gebildet (primäre- oder Assimilationsstärke), von wo sie während der Nacht in Form niedermolekularer Kohlenhydrate in Speicherorgane abtransportiert werden kann. Dort werden diese Zucker in den farblosen Amyloplasten wieder in Stärke (Reservestärke) umgewandelt (STRASBURGER et al. 1971).

Bei den Blütenpflanzen ist das Vorkommen der Stärke bei sehr vielen Arten und Familien nachgewiesen worden. GATES and SIMPSON 1968 z. B. haben Blätter von 79 Arten aus 30 verschiedenen Familien untersucht und bei allen Arten das stärkeabbauende Enzym α -Amylase und mit Ausnahme von zwei Arten auch Stärke oder zumindest die Fähigkeit, Stärke zu synthetisieren, nachweisen können. Allerdings gibt es bzgl. des Stärkegehaltes große quantitative Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten und Organen.

Zu den ausgesprochen stärkereichen Dikotylenfamilien gehören die Solanaceen und Papilionaceen, während die Gattung *Gentiana* als sehr stärkearm gilt. *Asclepias cornuti* soll angeblich als einzige Dikotyle während des ganzen Sommers völlig stärkefrei sein

(WANNER 1958a). Bei Monokotylen zählen die Dioscoreaceae und die Juncaceae zu den Familien, die einen höheren Stärkegehalt der Blätter aufweisen, während bei einigen Liliaceen-Gattungen von völlig stärkefreien Blättern berichtet wird (WANNER 1956a). Wie bereits erwähnt, zeigen die eigenen Untersuchungen in Übereinstimmung mit den Literaturbefunden, daß die Stärke offensichtlich bei Arten, die Fruktosane speichern, nicht oder nur in geringen Mengen vorkommt (vgl. auch ERVIN and SYPERDA 1971). Es kann aufgrund der winzigen Glukosemengen, die in den oberirdischen Organen von *Deschampsia flexuosa* und *Polygotanum verticillatum* gefunden wurden, nicht sicher auf das Vorhandensein von Stärke geschlossen werden, da die Glukose auch aus bereits im B-Extrakt in Lösung gegangenen anderen Polysacchariden herkommen könnte. Auch bei dem für verschiedene *Bouteloua*-Arten berichteten gemeinsamen Vorkommen von Stärke und Fruktosanen in Wurzeln und Rhizomen ist der Nachweis der Stärke nicht gesichert, da es sich nach HEGNAUER 1963 ebenso gut um Reservecellulose handeln könnte.

Besonders hohe Stärkegehalte (meist in einem Bereich von 50 - 80%) werden für Samen und Früchte angegeben, während die Gehalte in rhizomartigen Speicherorganen häufig zwischen 20 und 30% liegen (BREHMER 1928, SALO and KOTILAINEN 1970). Bei den Gehölzarten sind Wurzeln und Stamm Hauptspeicherorte der Stärke (LYR et al. 1967).

5.1.4.1.3. Gehalt an löslichen Kohlenhydraten und Stärke bei den verschiedenen Lebensformen

Das Ausmaß der Kohlenhydratspeicherung hängt in erster Linie davon ab, mit welcher Leistungsfähigkeit die photosynthetischen Prozesse ablaufen, d. h. also in welcher Menge Glukose angeliefert werden kann, und mit welcher Intensität die Kohlenhydrat ver-

brauchenden Prozesse, also der Energiestoffwechsel und der anabolische Stoffwechsel, vorstatten gehen. Bereits in Abschnitt 5.1.0. wurde darauf hingewiesen, daß offenbar *Oxalis acetosella* und *Polygonatum verticillatum* über ein besonders hohes Kohlenhydrat-Akkumulationsvermögen verfügen. Dies ist nur dadurch zu erklären, und dies konnte von SCHULZE 1972 für *Oxalis acetosella* im Hochsolling gezeigt werden, daß beide Arten in ihrer photosynthetischen Ausrüstung und ihrer ganzen physiologischen Konstitution in besonderer Weise an die Standortsbedingungen angepaßt sind. Da beide Arten ihre oberirdischen Organe alljährlich vollständig erneuern müssen und Frühjahr sowie Spätherbst zur Photosynthese nicht oder nur zum Teil (*Oxalis*) genutzt werden können, erscheint die Fähigkeit, in der Hauptvegetationszeit einen hohen Kohlenhydratüberschuß zu erzielen und in Speicherorganen anzulegen, geradezu lebensnotwendig für diese Arten zu sein.

Die größten Kohlenhydratvorräte (vorwiegend Fruktosane) legt *Polygonatum* mit durchschnittlich 60% der Trockensubstanz in den Rhizomen an (vgl. Tabelle 33). *Oxalis* erreicht nur 25%, wobei aber berücksichtigt werden muß, daß der Anteil der Organe ohne ausgesprochene Speicherfähigkeit (nämlich Wurzeln und die unterirdische kriechende Grundachse) bei dieser Art wesentlich höher ist als *Polygonatum*, bei dem die unterirdischen Organe überwiegend aus fleischigem Speicherrhizom bestehen. Der Kohlenhydratspiegel der oberirdischen Teile ist mit Werten um 15% bei beiden Arten beachtlich hoch.

Bei den Nanophanerophyten ist der Kohlenhydratüberschuß bereits deutlich kleiner. In den Wurzeln werden nur 13 - 16% (hauptsächlich als Stärke) gespeichert. Bei *Fagus* spielt auch die Sproßachse als Speicherorgan eine gewisse Rolle. Der Kohlenhydratspiegel der Blätter ist bei beiden Arten vergleichsweise gering. Die photosynthetische Kapazität ist nach SCHULZE 1972 bei *Fagus* deutlich geringer als bei *Oxalis*. Die durchschnittliche tägliche CO_2 -Aufnahme (bezogen auf Trockengewicht) erreicht bei *Fagus* nur 25%

der von *Oxalis* aufgenommenen Menge.

Luzula liegt in der gleichen Größenordnung, während *Deschampsia* mit nur 15% sogar noch schlechter abschneidet. Die durchschnittlichen Kohlenhydratreserven sind bei den beiden Hemikryptophyten mit etwa 5% in den unterirdischen Teilen besonders gering. Oberirdisch liegen die Werte etwas höher (um 7%), was damit zusammenhängt, daß bei Gräsern und vermutlich auch bei grasartigen Pflanzen Kohlenhydrate in Sproßteilen wie Halme, Blattscheiden und Blattbasen gespeichert werden können (WANNER 1958b)

Während bei den drei gerade erwähnten Lebensformen Polysaccharidreserven in Form von Fruktosanen oder Stärke angelegt werden, ist der Stoffgewinn bei *Polytrichum* offenbar nicht groß genug, als daß nennenswerte Mengen an Polysacchariden akkumuliert werden könnten, obwohl die physiologische Voraussetzung zur Stärkesynthese anscheinend gegeben ist. Auch niedermolekulare Kohlenhydrate werden nur in bescheidenem Umfang angereichert.

5.1.4.1.4. Die vegetationszeitliche Dynamik der Gehalte an löslichen Kohlenhydraten und Stärke

Wie die Untersuchungen zeigen, sind Menge und Zusammensetzung der Kohlenhydrate durchaus nicht konstant, sondern erheblichen vegetationszeitlichen Schwankungen unterworfen.

Für die geringen Kohlenhydratgehalte im Frühjahr und Frühsommer sind vor allem zwei Faktoren verantwortlich zu machen. Zum einen ist während dieser Periode höchster Wachstumsintensität der Kohlenhydratverbrauch für den Energie- und Aufbaustoffwechsel am größten, so daß die ohnehin während der winterlichen Ruheperiode verminderten Kohlenhydratreserven rasch erschöpft sind. Im Mai und Juni liegen die Kohlenhydratspiegel bei den meisten Arten und in den meisten Organen unter 5%, häufig sogar unter 4%

(vgl. Tabelle 37). Wachstumsrate und Kohlenhydratgehalt stehen offensichtlich in umgekehrtem Verhältnis zueinander (vgl. BRAUN and BLASER 1965, HEHL 1971). Zum anderen sind die jungen, nicht voll entfalteten Blattorgane kaum in der Lage, maximale Photosyntheseraten zu erreichen (vgl. WARDLAW 1968, p. 81). Eine Ausnahme hiervon machen die beiden Geophyten, bei denen bereits im Juni in den oberirdischen Organen Gesamtkohlenhydratgehalte von mehr als 12% erreicht werden.

Die Abnahme der Gehalte löslicher Kohlenhydrate in den Blättern von *Oxalis* von Juni zum August hin erscheint zunächst schwer verständlich, zumal dies dem Trend der löslichen Kohlenhydrate bei den anderen Arten genau zuwiderläuft. Betrachtet man die gesamten Kohlenhydrate (Tabelle 37), so ergibt sich auch bei *Oxalis* eine Zunahme der Gehalte. Allerdings ist der Augustwert gegenüber dem Juliwert etwas erniedrigt. Diese Erscheinung ist aber auch bei anderen Arten (*Polygonatum*, *Fagus*) zu beobachten, so daß hier vermutlich ein witterungsbedingter Effekt vorliegt.

Bereits ab Juli, also nach Erreichen der vollen photosynthetischen Leistungsfähigkeit und nach Abschluß der Hauptwachstumsphase, ist zumeist eine kräftige Zunahme der Kohlenhydratgehalte zu beobachten. Bei einigen Arten werden die Kohlenhydratreserven der unterirdischen Organe von Juni bis August z. T. vervielfacht (*Oxalis*, *Fagus*, *Sorbus*). Dagegen setzt die Zunahme der Kohlenhydratgehalte unterirdischer Teile bei *Deschampsia* und *Luzula* nur zögernd ein. Die Hauptreserven werden erst in den Monaten August und September angelegt.

Bei den meisten Arten ist im September oder spätestens im Oktober der Kulminationspunkt der Kohlenhydratgehalte erreicht, und es tritt anschließend wieder eine Abnahme ein. Nur bei *Oxalis* und *Deschampsia* bleiben die Kohlenhydratgehalte in den ober- und unterirdischen Organen auf etwa gleichem Niveau. Bei den sommergrünen Arten *Fagus*, *Sorbus* und *Polygonatum* erscheint die zeitige Abnahme der Kohlenhydratreserven verständlich, da die grünen

		Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Durchschnitt
D.	u.	3,8	2,8	1,9	3,1	6,3	7,4	7,2	4,6
	o.	5,0	3,4	3,7	5,9	9,2	9,5	10,1	6,7
L.	u.	2,7	2,6	3,8	6,5	11,7	9,7	5,5	6,1
	o.	4,1	4,6	6,3	7,2	11,2	8,9	5,8	6,9
Pt.	ntgr.	1,5	2,4	2,1	2,9	2,5	2,1	2,5	2,3
	gr.	3,2	5,2	6,7	7,1	7,6	6,8	4,0	5,8
O.	u.	-	11,7	22,3	23,5	30,5	31,6	31,1	25,1
	o.	-	13,0	15,0	12,7	22,5	18,2	21,2	17,1
Pg.	u.	-	59,2	62,2	64,0	60,7	56,1	55,3	59,6
	o.	-	14,6	15,0	13,4	16,3	11,6	-	14,2
F.	Wu.	-	3,7	6,7	17,2	17,7	17,5	15,0	13,0
	Achs.	-	(3,9;2,9)	7,2	16,0	15,8	16,5	11,7	13,4
	Kbl.	-	14,4	11,4	9,1	-	-	-	11,6
	Bl.	-	-	7,3	5,6	6,1	5,8	-	6,2
S.	Wu.	-	4,6	15,2	22,1	19,9	16,5	16,6	15,8
	Achs.	-	2,5	4,2	4,3	5,4	7,0	3,9	4,6
	Bl.	-	2,2	3,7	3,2	3,0	2,4	-	2,9

Tabelle 37: Gesamtkohlenhydratgehalte (Summe von löslichen Kohlenhydraten und Stärke) in % der Trockensubstanz.

Blattorgane frühzeitig zu welken beginnen und dann ihre Photosynthesetätigkeit einschränken oder ganz einstellen. Die Abnahme bei *Luzula* könnte mit einer Synthese von Reservehemicellulosen zusammenhängen (vgl. Abschnitt 5.1.4.2.). Jedenfalls legen die im November besonders hohen Hemicellulosegehalte in den unter- und oberirdischen Organen dieser Art diese Vermutung nahe. Ein besonderes Interesse verdienen die Umwandlungen innerhalb der Reservekohlenhydrate während der Vegetationsperiode, insbesondere die Regulation der Gehalte an Mono-, Oligo- und Polysacchariden. Allerdings sind die dabei ablaufenden Prozesse und ihre möglichen Ursachen zur Zeit noch sehr schwierig zu über-

blicken, da eine Vielzahl äußerer ökologischer und innerer physiologischer Faktoren modifizierend eingreifen können. Haben schon Licht und Temperatur innerhalb der normalen, tolerierbaren Schwankungsbreiten einen Einfluß auf den Kohlenhydratstoffwechsel und vor allem die Einstellung des Gleichgewichts zwischen den verschiedenen Kohlenhydratfraktionen (JEREMIAS 1964, KULL 1965, SCHMIDT and BLASER 1967, CHALUPA and FRASER 1968, GUINN and HUNTER 1968, SMITH 1968, McKELL et al. 1969, BABENKO and INKINA 1970, KASPERBAUER et al. 1970, FRETZ and DUNHAM 1971), so gilt dies um so mehr für Stressbedingungen, etwa hervorgerufen durch Bodentrockenheit (KULL 1967, TAKAOKI 1968, DAVIDSON 1969, HODGES and LORIO 1969) oder niedrige Temperaturen (BLASER et al. 1966, BABENKO 1968, KAPPEN 1968, 1969, KAPPEN und ULRICH 1970, SELLMAIR und KANDLER 1970, TRUNOVA 1970). Anscheinend stehen auch der Mineralstoff- und Wuchsstoffhaushalt mit dem Kohlenhydratstoffwechsel in einem Zusammenhang (FANKHAUSER und ERISMANN 1969, KULL 1970, 1971, 1972, HEHL 1971).

In den Pflanzenzellen selbst spielt mit Sicherheit das Problem der osmotischen Belastung eine Rolle. Höhere Konzentrationen osmotisch wirksamer Monosaccharide sind nach GÖRING 1970 an das Vorhandensein einer ausgeprägten, vom Tonoplasten umschlossenen Zentralvakuole gebunden. Dadurch wird offensichtlich das Zytoplasma vor höheren, schädigenden Konzentrationen bewahrt. Dem entspricht auch, daß bei der Leitung von Kohlenhydraten in plasmareichen Phloëelementen ohne Vakuole nur Saccharose oder verschiedene Oligosaccharide (vgl. WEBB and BURLEY 1964), niemals aber Monosaccharide festgestellt wurden. Die Saccharose ist der verbreitetste Zucker in Siebröhrensäften (SCHUMACHER 1967, WARDLAW 1968). Die Saccharose kann aber, ähnlich wie verschiedene Oligosaccharide, auch als Speicherkohlenhydrat fungieren (KLUGE 1970, HEHL 1971).

Bei den untersuchten ständig Saccharose führenden Arten besteht

zwischen dem Gehalt an Monosacchariden und dem Saccharosegehalt ein gewisser Zusammenhang. Der Saccharosegehalt ist in etwa um so höher, je höher der Gehalt an Monosacchariden ist. Diese Beziehung wird aber dadurch überlagert, daß sich das Gleichgewicht zwischen den Konzentrationen niedermolekularer Kohlenhydrate und Polysaccharide im Laufe der Vegetationsperiode verändert. Es ist eine vielfach, besonders bei immergrünen Gehölzen, beobachtete Erscheinung, daß die während des Sommers akkumulierten Stärkemengen gegen Ende der Vegetationsperiode vollständig oder größtenteils in niedermolekulare Verbindungen, u. a. auch in Saccharose (vgl. JEREMIAS 1958, KULL 1965), überführt werden (SIMINOVITCH et al. 1953, JEREMIAS 1958, 1964, 1969, JEREMIAS und FRANK 1967, RISSER and COTTAM 1968, SEYBOLD 1969, SENSER und KANDLER 1969, KLUGE 1970, BRECKLE und KULL 1971, REUTHER 1971).

Diese Erscheinung, die ebenfalls bei welkenden Blättern beobachtet wurde (STOCKER 1956, JEREMIAS 1965), ist auch bei mehreren der untersuchten Waldbodenpflanzen nachzuweisen. Der Anteil der Stärke am Gesamtkohlenhydratgehalt ist bei *Luzula*, *Oxalis*, *Fagus* und *Sorbus* in den Monaten Juli bis Oktober am höchsten, während im Mai, Juni und November meist sehr viel niedrigere Stärkeanteile auftreten. Dies gilt in mehr oder weniger stark ausgeprägter Form für alle Pflanzenteile (bzgl. Wurzeln vgl. JEREMIAS 1964 und HEHL 1971).

Auch bei einigen fruktosanführenden Arten ist eine winterliche Umwandlung von höhermolekularen Fruktosanen in niedermolekulare Fruktosane, Saccharose und Fruktose nachgewiesen (JEREMIAS 1964, SHEARD 1967, vgl. aber OJIMA and ISAWA 1970, ERVIN and SYPERDA 1971). Die bei *Polygonatum* festgestellten Veränderungen stimmen damit überein.

Der bei Sprossen von *Deschampsia* im Mai und November beobachtete geringere Anteil der Mono- und Disaccharide an den gesamten löslichen Kohlenhydraten hängt wahrscheinlich nicht mit einem

höheren Fruktosananteil, sondern einem erhöhten Oligosaccharidanteil zusammen. Dafür spricht auch das vermehrte Auftreten von Glukose und Galaktose in der betreffenden Fraktion.

5.1.4.2. Hemicellulosegehalt

5.1.4.2.1. Zusammensetzung und Vorkommen der Hemicellulosen

Unter dem Sammelbegriff Hemicellulosen versteht man jene Cellulose begleitenden Polysaccharide, die nicht in Wasser, jedoch in verdünnten Alkalien löslich sind (KRETOWITSCH 1965, METZNER 1973). Zeitweise war man der Meinung, es handele sich um Zellwandsubstanzen, die keinerlei Beteiligung am Stoffwechsel zeigen. Inzwischen ist aber zweifelsfrei nachgewiesen, daß bei vielen Arten Hemicellulosen auch als Reservestoffe auftreten können.

Durch Säurehydrolyse können Hemicellulosen in ihre Monosaccharide zerlegt werden. Häufigste am Aufbau der Hemicellulosen beteiligte Zucker sind die Pentosen Xylose und Arabinose sowie die Hexosen Galaktose und Mannose, seltener in geringeren Mengen auch Glukose. Hemicellulosen werden vielfach von Pektinen begleitet, die nach Hydrolyse neben Uronsäuren, vor allem der Galakturonsäure, Arabinose, Galaktose, aber auch Rhamnose, Glukose, Xylose sowie in manchen Fällen auch seltenere Zucker wie Apiose liefern (HIRST and JONES 1946, HENGLEIN 1958, McCREADY and GEE 1960, BARRETT and NORTHCOTE 1965, SALO 1965a, OVODOV et al. 1971).

Unter den Hemicellulosen hat man eine Reihe verschiedener Homoglycane (oder auch Homoglycosane) gefunden, also solche Polysaccharide, die bei der Hydrolyse nur eine Zuckerart als Baustein ergeben. Häufiger sind aber offenbar die Heteroglycane (Heteroglycosane), die aus zwei oder mehreren verschiedenen Zuckerarten aufgebaut sind (NEUMÜLLER 1958, KARLSON 1970, METZNER 1973).

Beispiele für Homoglycane sind die als Reservestoffe dienenden Mannane der Palmen, Orchideen (-Knollen) und anderer Pflanzenfamilien (vgl. z. B. OHTSUKI 1967). Nach FRANZ und MEIER 1970/71 ist bei den Orchideen aber auch Glukose beteiligt, so daß es sich um ein Glukomannan handeln würde. Auch Araban ist als Reservesubstanz in den Früchten einiger Umbelliferen-Arten nachgewiesen (JANIESCH 1971).

Auch Heteroglycane können als Reservestoffe dienen, wie z. B. ein vorwiegend in Pflanzenschleimen, besonders bei den Papilionaceae ("Schleimendosperm"), vorhandenes Galaktomannan oder ein Xylomannan, das in den Kotyledonen ruhender Senfsamen nachgewiesen ist (GOULD et al. 1971).

Relativ gut sind die Zellwandsubstanzen der Holzgewächse untersucht. Angiospermen- und Gymnospermen-Holz sind in ihrer Hemicellulosenzusammensetzung charakteristisch verschieden: Während bei Laubholzarten ein Glukuronoxylan dominiert und daneben geringere Anteile eines Glukomannans auftreten, ist das wichtigste Polysaccharid der Nadelholz-Hemicellulosen ein Galaktoglukomannan, begleitet von einem Arabinoglukuronoxylan. Als Besonderheit gilt das Vorkommen eines Arabinogalaktans als Hauptbestandteil der Hemicellulosen des Lärchenholzes. (TREIBER 1957, FREY-WYSSLING 1959, ROELOFSEN 1959, TIMELL 1964, 1965, HANS 1970, METZNER 1973).

5.1.4.2.2. Vergleich von Literaturwerten und eigenen Werten

Der Vergleich von Werten verschiedener Autoren ist nur bedingt möglich, da durch die zumeist unterschiedlichen Extraktionsmethoden unterschiedliche Anteile der Zellwandsubstanzen als Hemicellulosen erfaßt werden (vgl. BLAKE and RICHARDS 1970). Eine scharfe Grenze zwischen Hemicellulosen und Cellulose ist zumindest experimentell nicht zu ziehen. (vgl. Abschnitt 5.1.4.3.).

Außerdem sind die häufig angewandten summarischen Zuckerbestimmungsmethoden mit Skepsis zu betrachten. Vor allem das nicht sonderlich spezifische Anthronreagens kann leicht zu überhöhten Werten führen.

Hemicellulosen krautiger Arten sind nur in relativ wenigen Untersuchungen behandelt worden. Verschiedene Autoren geben für Gräser, Binsen und grasartige Pflanzen je nach Entwicklungsstadium folgende, in Tabelle 38 zusammengestellten Werte (ohne Uronsäuren) an:

Dactylis glomerata	14,6 - 17,1% (-20,1%)	
Poa pratensis	14,4 - 19,0%	
Phleum pratense	12,4 - 20,1%	
Festuca pratensis	15,1 - 19,9%	(SALO 1965b, 1965c)
Phragmites communis	19,4%	
Scirpus lacustris	15,8%	
Carex gracilis	18,0%	
Lolium perenne	16,8%	(HARWOOD 1954)
Verschiedene Lolium-Sippen	6,9 - 10,9%	(BAILEY 1964)
Verschiedene Lolium-Sippen	9,1 - 12,4%	(BAILEY and ULYATT 1970)
Chinochloa macra	26,6 - 35,7%	(CONNOR et al. 1970)
Chinochloa rigida	21,7 - 28,9%	"
Chinochloa flavescens	22,9 - 28,2%	"
Chinochloa rubra	27,7 - 33,8%	"

Tabelle 38: Hemicellulosegehalt verschiedener Pflanzenarten (in % der Trockensubstanz) nach Angaben aus der Literatur.

Die bei Deschampsia und Luzula gefundenen Hemicellulosegehalte liegen z. T. unter diesen Literaturwerten. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß in anderen Untersuchungen andere Extraktionsbedingungen (höhere Extraktionstemperatur, längere Extraktionsdauer, vgl. z. B. SALO 1965a) angewandt und entsprechend ein höherer Anteil der Zellwandsubstanzen als Hemicellulosen erfaßt wurden. Faßt man, um die Werte besser vergleichen zu können,

die in der vorliegenden Untersuchung gefundenen nichtglukoseartigen Zucker als errechnete Hemicellulosen zusammen (Tabelle 39), so ergeben sich Gehalte, die den Literaturangaben z. T. entsprechen.

		Hemicellulosen	Cellulose	Holocellulose
D.	u.	20,1	22,7	42,8
	o.	14,5	22,6	37,1
L.	u.	23,6	24,2	47,8
	o.	18,0	20,6	38,6
Pt.	ntgr.	16,1	18,8	34,9
	gr.	15,7	19,3	35,0
O.	u.	5,8	9,5	15,3
	o.	4,0	11,1	15,1
Pg.	u.	3,0	3,9	6,9
	o.	5,5	13,7	19,2
F.	Wu.	5,6	12,3	17,9
	Achs.	7,1	16,0	23,1
	Kbl.	4,2	9,0	13,2
	Bl.	5,5	11,9	17,4
	Wu.	8,6	19,3	27,9
S.	Achs.	11,2	23,9	35,1
	Bl.	5,0	6,8	11,8

Tabelle 39: Hemicellulosegehalte (berechnet als Summe aller nichtglukoseartigen Zellwandbestandteile), Cellulosegehalte (reines Zellwandglukan) sowie Holocellulosegehalte (in % der Trockensubstanz).

Die Hemicellulosegehalte von *Polygonatum* und *Oxalis* liegen niedrig im Vergleich mit denjenigen anderer krautiger Pflanzen. So gibt SALO 1965b für *Stellaria media* 8,9% (ohne pektinartige Substanzen) und für Blätter von *Dryopteris linnaeana* 9,6% an. *Trifolium pratense* enthält 10,6 - 12,6% und Luzerne 11,4% Hemicellulosen. Alle genannten Arten können nach SALO 1965b beträchtliche Pektinmengen enthalten, im Extremfall sogar mehr als Hemicellulosen.

Auch die für *Polytrichum* gefundenen Werte sind vergleichsweise niedrig. Für *Sphagnum recurvum* werden 22,4% und für *Polytrichum commune* 29,3% Hemicellulosen angegeben (SALO 1965b). Dagegen sollen Lebermoose nur etwa 8% enthalten (HEGNAUER 1962). Der gleiche Autor berichtet von *Sphagnum*-Arten, bei denen etwa 11% (der organischen Substanz) aus Hemicellulosenzucker bestehen sollen.

Blätter verschiedener Gehölzarten enthalten nach SALO 1965b 11,3% (*Betula verrucosa*), 10,4% (*Alnus incana*) und 10,7% (*Populus tremula*) Hemicellulosen. Das Holz dieser Arten ist mit 18,3 - 21,5% wesentlich reicher an Hemicellulosen.

GÄUMAN 1935 gibt für Fagus-Blätter Werte im Bereich von 24,1% bis 27,6% an, die aber kaum real sein dürften.

Die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Hemicellulosen von Gräsern ist bereits mehrfach untersucht worden. In Übereinstimmung mit den Befunden an *Deschampsia* und der grasartigen *Luzula* werden in der Literatur die Pentosen Xylose und Arabinose als Hauptbestandteile neben Galaktose, Rhamnose, Glukose und Galakturonsäure genannt (HARWOOD 1954, PHILLIPS et al. 1960, BAILEY 1964, SALO 1965b, BLAKE and RICHARDS 1970a, 1970b). Ein Arabinoxylan und ein Galaktoarabinoxylan (beide unter Beteiligung von Galakturonsäure) sind die wichtigsten strukturellen Komponenten der Hemicellulosen verschiedener Organe von *Avena sativa*. Daneben ist ein nichtcelluloseartiges β -Glukan nachgewiesen worden, das aber maximal nur 1% der gesamten Hemicellulosen ausmacht (REID and WILKIE 1969a, 1969b, 1969c, BUCHALA et al. 1971, FRASER and WILKIE 1971a, 1971b). BLAKE and RICHARDS 1970a und 1970b gelang es ebenfalls, ein saures Arabinoxylan aus *Heteropogon contortus* zu isolieren. NEGI et al. 1970 haben in *Dendrocalamus strictus* ein Glukuronoxylan nachgewiesen.

Auch in anderen krautigen Pflanzen sind Xylose und Arabinose als Hemicellulosenbestandteile vertreten. Daneben sind aber häufig Galaktose, Mannose und Rhamnose reichlicher als bei Gramineen

vertreten. (MYHRE and SMITH 1960, SALO 1965b, PANG WAY and RICHARDS 1971). Für *Trifolium pratense* konnten GAILLARD and BAILEY 1968 eine xylanreiche Hemicellulosenkomponente und daneben ein Galaktomannan (oder evtl. ein Galaktoglukomannan) wahrscheinlich machen.

Die von allen anderen untersuchten Arten abweichende Zusammensetzung der kohlenhydratartigen Zellwandsubstanzen bei *Polytrichum* ist anscheinend ein Charakteristikum der Moospflanzen allgemein. Bereits HEGNAUER 1962 referiert Befunde, wonach die Holocellulosefraktion bei *Sphagnum fuscum* und *imbricatum*, neben Uronsäuren (die auch bei *Polytrichum* auffällig waren, vgl. Abschnitt 3.4.5.6.) und Cellulose, Galaktose, Mannose, Arabinose, Xylose und Rhamnose als Komponenten enthält. Das reichliche Vorkommen von Mannose ist offenbar häufig bei Kryptogamen zu beobachten (SALO 1965a). BAILEY and PAIN 1971 fanden bei 64 von 109 verschiedenen Farnarten hohe Mannosegehalte (5 - 20%) in den Zellwandkohlenhydraten. In neueren Untersuchungen von GEDDES and WILKIE 1971 ist bei *Fontinalis antipyretica* das Vorkommen von Galaktoglukomannan und Arabinogalaktan nachgewiesen. Damit besteht eine große Ähnlichkeit zu den Hemicellulosen der Coniferen-Hölzer, die wahrscheinlich chemotaxonomisch bedeutsam ist.

Auf die Hauptbestandteile der Angiospermen-Hölzer wurde bereits im vorigen Abschnitt hingewiesen.

5.1.4.2.3. Die Dynamik der Hemicellulosegehalte

Die Zusammensetzung der Hemicellulosen variiert offenbar vor allem in Abhängigkeit von dem Alter des untersuchten Organs oder Gewebes. Außerdem gibt es in jedem Altersstadium organspezifische Unterschiede. BUCHALA et al. 1971 stellten bei *Fleterpflanzen* mit zunehmendem Alter auf die Gesamthemicellulosen bezo-

gen eine Zunahme der Xylosegehalte und eine Abnahme der Glukose fest. Auch die Anteile von Arabinose und Galaktose waren Veränderungen unterworfen. DEVER et al. 1968 sowie HARRIS and NORTHCOTE 1970 fanden in Wurzelspitzen von *Zea mays* ebenfalls charakteristische Unterschiede zwischen den einzelnen Wurzelzonen. Bei Hölzern sind Unterschiede zwischen Früh- und Spätholz des gleichen Jahres und auch solche zwischen Holzproben verschiedener Jahresringzonen gefunden worden (HANS 1970, HARWOOD 1971).

Bei den untersuchten Waldbodenpflanzen konnten keine jahreszeitlich bedingten qualitativen Unterschiede festgestellt werden. Die quantitativen Veränderungen sind z. T. von der altersmäßigen Zusammensetzung der untersuchten Pflanzenfraktionen her zu erklären (vgl. BLAKE and RICHARDS 1970). Bei *Oxalis* und *Polygonatum* nehmen die Hemicellulosegehalte offenbar mit dem Blattalter zu. Die Dynamik der Gehalte bei *Luzula*-Sprossen ist vermutlich teilweise dadurch zu erklären, daß zu den im Mai vorhandenen älteren vorjährigen Sprossen im Verlauf des Juni und Juli junge diesjährige Triebe hinzukommen.

Die Veränderung der Gehalte unterirdischer Teile hängt vermutlich in erster Linie mit den sich verändernden Kohlenhydratreserven in diesen Pflanzenteilen zusammen. Jedenfalls ist auffällig, daß z. B. bei *Oxalis* und *Polygonatum* im Juni zur Zeit der niedrigsten Kohlenhydratreserven die Hemicellulosegehalte am höchsten sind und dann mit zunehmenden Kohlenhydratvorräten abzunehmen beginnen.

Nur bei *Deschampsia* und *Luzula* könnte von den hohen unter- und oberirdischen Hemicellulosegehalten im November auf eine Speicherrolle der Hemicellulosen geschlossen werden. Zu den gleichen Ansichten gelangt CHERNOMORETS 1969 bei *Vitis*-Sprossen, bei denen ebenfalls im Oktober höchste Hemicellulosegehalte festgestellt wurden.

5.1.4.3. Cellulosegehalt

5.1.4.3.1. Zusammensetzung und Vorkommen der Cellulose

Cellulose, die den Hauptbestandteil der Zellwände bildet, ist das verbreitetste pflanzliche Polysaccharid und fehlt nur bei einigen Algengruppen.

Reine Cellulose besteht aus 1,4- β -glykosidisch verknüpften Glukosemolekülen, wobei bis zu 8000 Monosaccharideinheiten in einem Cellulosemakromolekül verbunden sind. Mehrere dieser Makromoleküle können sich zu fibrillenartigen Aggregaten zusammenlagern. Diese Fibrillen enthalten jedoch nicht nur Cellulose, es kommen auch Hemicellulosen darin vor, die mit der Cellulose durch kovalente Bindungen verknüpft sind (MINTZ 1966, METZNER 1973).

Da die Bindungen zwischen Cellulose und Hemicellulosen z. T. sehr fest sind, ist es praktisch unmöglich, durch Extraktion chemisch reine Cellulose zu erhalten (vgl. BROWNING 1967). Bei den mit der Cellulose assoziierten Polysacchariden (die gelegentlich auch als Polyosen bezeichnet werden) handelt es sich in erster Linie um Xylane und Mannane. Zum Beispiel enthält die sogenannte α -Cellulose bei den Nadelhölzern neben der Polyglukose große Mengen von Mannan und auch beträchtliche Uronsäureanteile (RANBY 1958). Auch bei krautigen Pflanzen können in der Cellulosefraktion nach der Hydrolyse Mannose und Xylose nachgewiesen werden (SALO 1965a). Bei den untersuchten Waldbodenpflanzen wurden neben Xylose und Mannose gelegentlich Arabinose und Rhamnose sowie in geringen Anteilen stets auch Galaktose gefunden. PANG WAY and RICHARDS 1971, die α -Cellulose von *Stylosanthes humilis* hydrolysierten, fanden neben Glukose und Uronsäuren alle eben erwähnten 5 Hemicellulosenbausteine vor. SALO 1965a weist darauf hin, daß bei Kryptogamen besonders viel Mannan in der Cellulosefraktion (bis zu 10% der Hydrolysezucker) verbleiben kann. Bei *Polytrichum formosum* wurden in der vorliegenden Un-

tersuchung sogar fast 30% Mannose gefunden. Diese Differenzen werden offensichtlich durch die in beiden Untersuchungen unterschiedlichen Extraktionsbedingungen (vgl. Abschnitt 5.1.4.2.) verursacht. Ähnlich wie bei den Hemicellulosen ist also auch bei der Cellulose ein Vergleich von Werten verschiedener Autoren nur mit gewissen Einschränkungen möglich.

5.1.4.3.2. Vergleich von Literaturwerten und eigenen Werten

Die bei *Deschampsia* und *Luzula* gefundenen durchschnittlichen Cellulosegehalte von 28 - 33% stimmen mit vielen Literaturangaben über Gräser und grasähnliche Pflanzen recht gut überein. Nach BLAKE and RICHARDS 1970a variiert der Cellulosegehalt bei Gräsern gemäßigter Zonen je nach Entwicklungsstadium zwischen 15% und 35%. Sie geben für *Panicum maximum* 27,5% und für Blätter von *Heteropogon contortus* 24,6 - 30,9% Cellulose an. Der Halm dieses Grases ist wegen des höheren Anteils von Festigungsgewebe mit 34,2 - 36,5% cellulosereicher als die Blätter.

Andere Autoren geben ähnliche Werte an:

<i>Chinochloa macra</i>	21,8 - 32,5%	(CONNOR et al. 1970)
<i>Chinochloa rigida</i>	28,3 - 35,1%	"
<i>Chinochloa flavescens</i>	31,6 - 39,4%	"
<i>Chinochloa rubra</i>	28,1 - 35,2%	"
<i>Festuca elatior</i> (= <i>F. pratensis</i>)	18,9 - 30,3%	(ALVES 1956)
<i>Lolium perenne</i>	24,3%	(HARWOOD 1954)
<i>Dactylis glomerata</i>	15,0 - 22,7%	(SALO 1965b, 1965c)
<i>Poa pratensis</i>	16,7 - 24,6%	"
<i>Phleum pratense</i>	16,1 - 28,6%	"
<i>Festuca pratensis</i>	21,1 - 26,1%	"
<i>Phragmites communis</i>	27,4%	"
<i>Scirpus lacustris</i>	26,5%	"
<i>Carex gracilis</i>	23,9%	"

Tabelle 40: Cellulosegehalt verschiedener Pflanzenarten (in % der Trockensubstanz) nach Angaben aus der Literatur.

Die Cellulosegehalte von *Oxalis acetosella* und *Polygonatum verticillatum* (11 - 16%) sind mit den Gehalten anderer krautiger Arten wie *Stellaria media* (11,1%), *Trifolium pratense* (9,2 - 16,9%) und Luzerne (12,8%, SALO 1965b) vergleichbar. Der Cellulosegehalt von *Polytrichum formosum* ist mit rund 30% beachtlich hoch verglichen mit den Angaben von SALO 1965b über *Sphagnum recurvum* (19,8%) und *Polytrichum commune* (18,5%). Dagegen stimmt er gut mit den von HEGNAUER 1962 referierten Befunden von 17 - 29% Glukose bei zwei *Sphagnum*-Arten überein. Blätter verschiedener Gehölze enthalten nach SALO 1965b 5,9 - 9,3% Cellulose. Sorbus-Blätter liegen mit 8,5% in dem gleichen Bereich, während aber Fagus-Blätter mit 15,6% ungewöhnlich viel Cellulose zu enthalten scheinen. RANBY 1958 gibt als Cellulosegehalt von Hölzern den Bereich von 40% bis 45% an. Die von SALO 1965b publizierten Befunde von zwei Gymnospermen- und zwei Angiospermen-Hölzern liegen ebenfalls in einem Bereich von 36 - 46%. Von den beiden untersuchten Holzgewächsen erreichen nur die Sproßachsen der Sorbus-Jungpflanzen mit 33% fast gleich hohe Werte, während in den jungen, wenig verholzten Achsen der Buchenkeimlinge im Mittel nur 21% Cellulose enthalten sind.

5.1.4.3.3. Die Dynamik der Cellulosegehalte

Die Cellulose, die als echte Zellwandsubstanz am Stoffwechsel der Zellen nach ihrer Ablagerung nicht mehr beteiligt ist, verändert sich in ausdifferenzierten Zellen mengenmäßig meist nur wenig. Dagegen sind starke Veränderungen während der Differenzierungsphase festzustellen. So fanden DEVER et al. 1968, daß der α -Cellulosegehalt in bereits differenziertem Wurzelgewebe von *Zea mays* fünfmal so hoch ist wie im meristematischen Gewebe der Wurzelspitze. BLAKE and RICHARDS 1970a berichten ebenfalls von einer Zunahme des Cellulosegehaltes in Blättern von *Heteropogon con-*

tortus mit zunehmendem Alter. Altersbedingte Veränderungen des Cellulosegehaltes sind auch bei Hölzern bekannt (KENNEDY and JAWORSKY 1960, HARWOOD 1971).

Die zunehmenden Tendenzen der Cellulosegehalte vor allem der oberirdischen Organe von *Deschampsia*, *Luzula* und *Polygonatum* können ebenfalls als altersbedingte Erscheinungen angesehen werden, wobei auch die vegetationszeitliche Abnahme der Nicht-Zellwandsubstanzen eine Rolle spielen könnte. Bei den unterirdischen Organen von *Oxalis* und *Polygonatum* scheinen die Veränderungen der Cellulosegehalte mit den Schwankungen der Kohlenhydratreserven in Verbindung zu stehen.

5.1.4.4. Holocellulosegehalt

Bei den als Holocellulose zusammengefaßten kohlenhydratartigen Zellwandsubstanzen sollen nur die Werte von SALO 1965b, 1965c den eigenen Befunden gegenüber gestellt werden. Bis auf die für die Moose angegebenen Werte sind gute Übereinstimmungen festzustellen.

<i>Dactylis glomerata</i>	30,3 - 38,9%	<i>Deschampsia flexuosa</i>	
<i>Poa pratensis</i>	31,3 - 43,0%		34,8 - 42,0%
<i>Scirpus lacustris</i>	42,3%	<i>Luzula albida</i>	
<i>Carex gracilis</i>	41,9%		36,0 - 42,7%
<i>Trifolium pratense</i> (Bl.)	20,1%	<i>Oxalis acetosella</i>	13,5-16,1%
<i>Stellaria media</i>	20,0%	<i>Polygonatum</i>	
		<i>verticillatum</i>	16,8-23,6%
<i>Betula verrucosa</i> (Bl.)	18,5%	<i>Fagus sylvatica</i> ,	
		Keiml. (Bl.)	16,0-19,1%
<i>Alnus incana</i> (Bl.)	16,3%	<i>Sorbus aucuparia</i> (Bl.)	11,4-12,8%
<i>Sphagnum recurvum</i>	42,2%	<i>Polytrichum</i>	
<i>Polytrichum commune</i>	47,8%	<i>formosum</i>	32,9-36,6%

Tabelle 41: Holocellulosegehalte verschiedener Pflanzenarten (in % der Trockensubstanz); Vergleich von Literaturwerten und eigenen Untersuchungen.

5.1.5. Ligningehalt

5.1.5.1. Zusammensetzung und Vorkommen des Lignins

Das Lignin ist nach der Cellulose die mengenmäßig wichtigste organische Substanz. Es ist als Gerüstsubstanz bei Moosen, Farn- und Blütenpflanzen, besonders aber im Xylem der Gefäßpflanzen (vgl. FERGUS and GORING 1970), weit verbreitet.

Die unter der Sammelbezeichnung Lignin zusammengefaßten Stoffe sind chemisch nicht einheitlich, sondern umfassen hochmolekulare Mischpolymerisate, die bei den verschiedenen Pflanzengruppen unterschiedlich aufgebaut sind. Wichtigste Ligninkomponenten sind nach dem Coniferylalkohol andere Phenylpropane wie Sinapyl- und p-Cumarylalkohol (BAUMEISTER und REICHART 1969, HESS 1970, METZNER 1973). Es gibt Hinweise dafür, daß verschiedene Lignin- und Kohlenhydratkomponenten der Zellwand durch Ätherbrücken miteinander verknüpft sind (HAYASHI and TACHI 1958, NORD and DE STEVENS 1958, DOUCET et ROBERT 1970, METZNER 1973).

Die früher verbreitete Ansicht, daß Moose kein Lignin enthielten, ist durch neuere Ergebnisse widerlegt (vgl. FREY-WYSSLING 1959, HEGNAUER 1962, GEDDES and WILKIE 1971, METZNER 1973). Allerdings weicht das Lignin der Moose wegen seines geringeren Gehaltes an Methoxy-Gruppen von dem bei den Gefäßpflanzen verbreiteten Lignintypus ab.

5.1.5.2. Vergleich von Literaturwerten und eigenen Werten

Im folgenden sind zum Vergleich einige Ligningehalte aus der Literatur und eigene Werte zusammengestellt (Angaben aus SALO 1965b, 1965c und für *Chinochloa rubra* aus CONNOR et al. 1970).

Dactylis glomerata	3,9-7,0%		
Poa pratensis	3,2-6,8%		
Phleum pratense	9,3%	Deschampsia flexuosa	8,2-13,8%
Phragmites communis	9,3%		
Scirpus lacustris	8,6%	Luzula albida	10,2-12,3%
Carex gracilis	10,6%		
Chinochloa rubra	7,9-10,3%		
Stellaria media	1,9%	Oxalis acetosella	6,6- 7,5%
Trifolium pratense	4,8-10,4%	Polygonatum verticillatum	8,0-11,2%
Sphagnum recurvum	3,4%		
Polytrichum commune	21,8%	Polytrichum formosum	16,8-18,6%
Betula verrucosa (Bl.)	14,4%	Fagus sylvatica, Keiml. (Bl.)	16,7-19,1%
Alnus incana (Bl.)	8,5%	Sorbus aucuparia (Bl.)	6,8- 9,7%
Betula verrucosa (Holz)	15,7%	Fagus sylvatica, Keiml. (Spr-achs.)	19,5-21,5%
Alnus incana (Holz)	19,0%	Sorbus aucuparia (Spr-achs.)	14,5-17,5%

Tabelle 42: Ligningehalte verschiedener Pflanzenarten (in % der Trockensubstanz). Vergleich von Literaturwerten und eigenen Untersuchungen.

Die Werte vergleichbarer Pflanzen stimmen zumeist gut überein. Allerdings sind die von SALO untersuchten Gräser z. T. ligninärmer als *Deschampsia flexuosa*. Auffällig ist auch der von SALO angegebene sehr niedrige Gehalt bei *Stellaria media*. Die Ligningehalte der Blätter und Sproßachsen von *Fagus sylvatica* liegen zwar höher als diejenigen der anderen aufgeführten Arten, stimmen aber mit dem Befund von AUGUSTIN et al. 1970 überein, die 19,9% Lignin im Buchenholz fanden. Es soll noch angemerkt werden, daß sämtliche aufgeführten Ligningehalte der Hölzer verglichen mit vielen sonst in der Literatur veröffentlichten Werten (meist wird ein Bereich von 25 - 30% angegeben, vgl. LAUER 1958, SHAFIZADEH and BUKWA 1970, HARWOOD 1971) als niedrig anzusehen sind.

5.1.5.3. Die Dynamik der Ligningehalte

Der Ligningehalt variiert bei den untersuchten Waldbodenpflanzen nur geringfügig, wobei in den oberirdischen Organen der sommergrünen Arten zumeist eine altersbedingte Zunahme beobachtet werden kann. Die gleiche Erscheinung ist bei Grünlandpflanzen beobachtet worden (BLAKE and RICHARDS 1970a). BONDI and MEYER 1948 untersuchten verschiedene annuelle Gras- und Papilionaceen-Arten im jugendlichen Stadium (1,5 bis 4 Monate alt) und fanden nur geringe Ligningehalte zwischen 3,0 und 5,4%.

Die Veränderungen in den unterirdischen Organen sind schwerer überschaubar, weil die unterirdische Trockensubstanzmenge durch die Dynamik der Kohlenhydratreserven im Laufe der Vegetationsperiode erheblichen Schwankungen unterworfen ist. Das Minimum an Kohlenhydraten im Frühjahr fällt mit dem Maximum des Ligningehaltes zusammen.

Der herausfallend hohe Ligningehalt im September von *Polytrichum formosum* kann von der jahreszeitlichen Entwicklung der Pflanze her nicht erklärt werden. Offenbar war die Septemberprobe in ihrer stofflichen Zusammensetzung nicht repräsentativ und ist mit den übrigen Proben nicht vergleichbar.

5.1.6. Bilanz der chemischen Analysen

Da bei den Analysen alle wichtigen Stoffgruppen berücksichtigt wurden, erscheint es interessant zu prüfen, welcher Anteil der Trockensubstanz insgesamt damit erfaßt werden konnte und wie groß dementsprechend der Anteil der nicht untersuchten Substanzen ist. Bildet man als Bilanz die Summe der durchschnittlichen Gehalte aller erfaßten Substanzen (und berücksichtigt dabei die löslichen N-haltigen Verbindungen, indem man durch Multiplikation des Gehaltes an lösli. N mit 6,25 einen Näherungswert berechnet), so ergeben sich

für die krautigen Arten einschließlich *Polytrichum*, wie Tabelle 43 zeigt, zufriedenstellende Werte zwischen 73 und 84%. Damit ist also der größte Teil der Trockensubstanz dieser Arten erfaßt worden. Bei den beiden Gehölzarten *Fagus* und *Sorbus* sieht aber die Bilanz mit Werten zwischen 64 und 73% bei den verholzten Organen schlechter aus. Bei den Blättern liegt der Anteil der nicht erfaßten Substanzen sogar um 8 - 10% höher.

Deschampsia flexuosa		Luzula albida		Polytrichum formosum		Oxalis acetosella		Polygonatum verticillatum	
u.	o.	u.	o.	ntgr.	gr.	u.	o.	u.	o.
77,7	79,7	84,0	83,2	81,3	83,2	72,6	75,4	82,6	76,7

Fagus sylvatica				Sorbus aucuparia		
Wu.	Achs.	Kbl.	Bl.	Wu.	Achs.	Bl.
72,3	73,4	64,3	64,9	65,6	64,1	53,9

Tabelle 43: Summe der durchschnittlichen Gehalte aller erfaßten Substanzen (in % der Trockensubstanz).

Menge und chemische Natur der nicht erfaßten Stoffe sind bei den verschiedenen Arten vermutlich recht unterschiedlich. Eine große Bedeutung dürfte aber bei allen Arten den im Analysengang unberücksichtigt gebliebenen Pektinen zukommen. Für Gräser und grasartige Pflanzen gibt SALO 1965b einen Uronsäuregehalt von 4 - 6% des Trockengewichts an. Noch größer (9 - 11%) kann offenbar der Anteil bei nichtgrasartigen Pflanzen sein. *Polytrichum commune* als Beispiel eines Moores enthält 6% Uronsäuren. Bei den Gehölzen liegen die Werte nach SALO zwischen 6 und 9% in den Blättern bzw. zwischen 3 und 5% in den holzigen Teilen.

Zu den nicht erfaßten Substanzen gehören auch die organischen Säuren. Besonders bei den Oxalat akkumulierenden *Oxalis*-Arten spielen diese Substanzen sicherlich eine erhebliche Rolle bei der Gesamtbilanz. HEGNAUER 1969 berichtet von Untersuchungen an Oxa-

lis pes-caprae, bei der ein Oxalsäuregehalt bis zu 16% der Trockensubstanz festgestellt werden konnte.

Ebenfalls nicht analysiert wurden verschiedene Stoffgruppen, die die Sammelbezeichnung sekundäre Pflanzenstoffe tragen. Flavonoidartige Verbindungen sind bei Gramineen, Oxalidaceen und vor allem bei den Fagaceen nachgewiesen worden. Blätter von *Fagus sylvatica* enthalten vier verschiedene Flavonoglykoside. Aber auch das Holz ist reich an flavonoiden Verbindungen (HEGNAUER 1963, 1966, 1969). Die Liliaceen enthalten besonders reichlich Steroid-sapogenine (HEGNAUER 1963).

Eine weitere wichtige Gruppe der sekundären Pflanzenstoffe sind die Gerbstoffe, die in besonderem Maße bei holzigen Pflanzen vorkommen. Bei einigen Fagaceen-Arten kann der Gerbstoffgehalt in Holz und Rinde maximal 19% erreichen, Werte zwischen 5 und 10% sind häufig gefunden worden. In Kotyledonen wurden 4 - 8% Gerbstoffe nachgewiesen (HEGNAUER 1966). Auch bei Rosaceen sind Gerbstoffe in Rinden und Blättern weit verbreitet (HEGI 1961). Bereits bei Moosen kommen anscheinend Gerbstoffe als Zellwandbestandteile vor (HEGNAUER 1962).

Zu den zahlreichen anderen Verbindungen, die für die Bilanzierung von Bedeutung sein könnten, gehören u. a. Alkaloide, Triterpene, Cyclite und Zuckeralkohole (bei Fagaceen nachgewiesen, HEGNAUER 1966, OESCH 1968) und natürlich die außerordentlich zahlreichen, meist aber nur in geringer Konzentration vorkommenden Verbindungen des intermediären Stoffwechsels.

5.2. Die stoffliche Zusammensetzung der Krautschicht

5.2.1. Biomasse und Stoffproduktion der Krautschicht

Bereits in einer früheren Arbeit (BENNERT 1970) war versucht worden, die Biomasse der untersuchten Krautschicht in erster Näherung abzuschätzen. Dabei wurden zu verschiedenen Zeiten Werte zwischen 58 und 140 kg/ha gefunden. Die damalige Schätzung der *Polytrichum*-Biomasse (31 bis 34 kg/ha) hat sich als zutreffend erwiesen, während *Luzula* aber mit Werten zwischen 11 und 80 kg/ha teilweise erheblich zu hoch eingeschätzt wurde. Darauf beruhen auch die damaligen überhöhten Angaben für die Gesamtbiomasse.

Die von EBER 1971 angegebenen Biomassewerte liegen, da *Deschampsia flexuosa* und *Polytrichum formosum* nicht berücksichtigt sind, mit 9 - 26 kg/ha deutlich zu niedrig.

Der in der vorliegenden Untersuchung angegebene Mittelwert von 56 kg/ha kommt den tatsächlichen Gegebenheiten vermutlich ziemlich nahe, auch wenn er durch die nur näherungsweise bestimmte *Polytrichum*-Biomasse noch mit einem gewissen Unsicherheitsfaktor behaftet ist.

Die Arten *Carex pilulifera*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Juncus effusus* und *Vaccinium myrtillus*, die nicht in die vorliegende Untersuchung einbezogen wurden, haben zusammen, wie Auszählungen auf der gesamten Probestfläche B 1 ergaben, nur eine Biomasse von etwa 2 kg/ha und erhöhen damit den angegebenen Biomassewert nur unwesentlich.

Biomasse und Produktion der Krautschicht des untersuchten *Luzulo-Fagetum* sind im Vergleich mit anderen Waldbeständen als sehr niedrig einzuschätzen.

ELLENBERG 1939 hat die oberirdische Krautschicht-Biomasse verschiedener Subassoziationen von *Querco-Carpineten* bestimmt. Er

find in staudenreichen Beständen (pH 4,6 - 6,2) im Mittel 1000 - 1500 kg/ha, in staudenarmen (pH 4,1 - 4,3) 500 - 1000 kg/ha, also Werte, die etwa um einen Faktor 50 höher liegen als im Luzulo-Fagetum des Hochsolling. ELLENBERG konnte auch nachweisen, daß bei zunehmendem Säuregrad des Bodens die Krautschichtbiomasse abnimmt. Auch in den Buchenbeständen des Solling könnte der extrem niedrige pH-Wert für das schlechte Gedeihen der Krautschicht von Bedeutung sein.

In einem tschechischen Querco-Carpinetum ermittelten KUBICEK und BRECHTL 1970 die oberirdische Biomasse der Krautschicht in zwei verschiedenen Vegetationsperioden mit 189 - 216 kg/ha bzw. mit 115 - 170 kg/ha. Wenn auch diese Werte deutlich niedriger liegen als die von ELLENBERG angegebenen, so übertreffen sie doch die Biomassebeträge der Krautschicht des Luzulo-Fagetum noch um ein Mehrfaches.

RACHJEL 1965 gibt für die oberirdische Biomasse der Krautschicht eines polnischen Fagetum carpaticum 200 - 350 kg/ha (im Durchschnitt 250 kg/ha) an. Die unterirdischen Teile sind mit 260 - 640 kg/ha (im Durchschnitt 420 kg/ha) eindeutig biomassereicher. Moosen spielen in diesen Beständen mit 0,9 kg/ha nur eine sehr untergeordnete Rolle. Größere Bedeutung erlangen sie dagegen in einem ebenfalls von RACHJEL 1965 untersuchten polnischen Pino-Quercetum, wo ihre Biomasse 50 - 180 kg/ha betragen kann. Die gesamte oberirdische Biomasse der Krautschicht beläuft sich auf 580 - 1410 kg/ha (im Durchschnitt etwa 1000 kg/ha), während die unterirdischen Teile mit 1860 - 2600 kg/ha (durchschnittlich 2240 kg/ha) auch in dieser Pflanzengesellschaft höhere Biomassewerte erreichen.

Die Biomasse von Moosen kann, wie oben bereits angedeutet, in verschiedenen Waldbeständen sehr unterschiedlich sein. FORMAN 1969 hat dies genauer für das Gebiet des Mt. Washington (New Hampshire) untersucht und fand z. B. in einem Krummholzbestand mit *Abies balsamea* und *Picea mariana* eine Biomasse der Moose (*Ptilidium*

ciliare, *Pleurozium schreberi* u. a.) von 470 kg/ha, in Nadelwäldern mit *Abies balsamea* und *Picea rubens* von 580 - 610 kg/ha (*Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi* u. a.) und in einem Laubwald mit *Quercus borealis*, *Ulmus americana* und *Acer rubrum* nur etwa 20 kg/ha (hauptsächlich *Dicranella heteromalla* und *Isopterygium borrierianum*). Die höchsten Werte stellte er dagegen in einem alpinen Ökosystem fest, wo Moose (*Polytrichum commune*, *Ptilidium ciliare* u. a.) Biomassewerte von mehr als 2000 kg/ha erreichen können.

Daß auch in anderen gemäßigten Breiten für den Unterwuchs von Wäldern ähnliche Biomassewerte wie die oben genannten zu erwarten sind, zeigen z. B. die Untersuchungen von SICCAMA et al. 1970, die für Buchen-Zuckerahorn-Wälder (mit *Fagus grandifolia* und *Acer saccharum*) in New Hampshire 37 - 128 kg/ha für die oberirdische Biomasse der Krautschicht angeben. BAZZAZ and BLISS 1971 fanden in Laubwäldern (mit *Acer saccharum*, *Quercus rubra*, *Tilia americana* u. a.) in Illinois Werte von 120 - 1750 kg/ha für die Biomasse der Krautschicht.

Krautschicht-Produktionsdaten liegen für verschiedene Waldbestände vor. Zum Beispiel produziert das bereits erwähnte polnische Fagetum carpaticum nach RACHJEL 1965 jährlich 250 kg/ha und das Pino-Quercetum 800 kg/ha oberirdische Pflanzensubstanz. Noch höher liegen die Werte, die für andere polnische Waldgesellschaften genannt werden. So werden für verschiedene Subassoziationen von Tilio-Carpineten 1400 - 2100 kg/ha und für ein Quercopotentilletum albae sogar 3460 kg/ha angegeben. Die jährliche oberirdische Produktion der Krautschicht eines Galio silvatici-Carpinetum beträgt 716 kg/ha (POLISH NATIONAL COMMITTEE for IBP 1969). HÖHNE 1962 schätzt die jährliche Produktion der Krautschicht in den als Traubeneichen-Buchenmischwald bezeichneten Beständen im Ostteil des Tharandter Waldes auf 1500 - 3500 kg/ha. Die jährliche Produktion der untersuchten Krautschicht des Luzulo-Fagetum nimmt sich, wie von der geringen Biomasse her

nicht anders zu erwarten war, mit etwa 16,5 kg/ha dagegen sehr bescheiden aus.

5.2.2. Asche- und Stickstoffgehalt der Krautschicht

Die stoffliche Zusammensetzung lebender Organismen auf der Ökosystem-Stufe ist bisher kaum untersucht worden, obwohl zwischen den verschiedenen Typen, wie etwa zwischen aquatischen und terrestrischen Ökosystemen, charakteristische Unterschiede zu erwarten sind. Im Bezug auf die Produzenten gibt es verschiedene Untersuchungen, die sich mit dem Mineralstoffgehalt beschäftigen. Waldökosysteme haben z.B. REINERS and REINERS 1970 und SICCAMA et al. 1970 untersucht, ausführliche Darstellungen bei RODIN and BAZILEVICH 1967 und REICHLE 1970.

Für die Krautschicht eines Buchen-Zuckerahorn-Waldes ergibt sich nach SICCAMA et al. 1970 ein Mineralstoffgehalt von 2,6 kg/ha allein für die oberirdischen Teile. Dies ist entsprechend der mehrfach höheren Biomasse das Dreifache der Aschemenge der Krautschicht im untersuchten Luzulo-Fagetum. Dabei ist noch zu berücksichtigen, daß der Aschegehalt die Summe der Mineralstoffoxide darstellt und der wahre Mineralstoffgehalt somit entsprechend niedriger zu veranschlagen ist.

HÖHNE 1962 gibt für seine wesentlich biomassereicheren Bestände einen durchschnittlichen Rohaschegehalt von 220 kg/ha an. Der gleiche Autor berechnete, daß das Stickstoffreservoir der Krautschicht sich je nach floristischer Zusammensetzung auf 25 - 80 kg/ha beläuft. DUVIGNEAUD et DENAEYER-DE SMET 1962 geben für die Krautschicht eines belgischen Eichen-Birkenwaldes (Biomasse ca. 1000 kg/ha) 15 und für die eines Buchenwaldes (Biomasse 700 kg/ha) 18 kg N pro ha an.

5.2.3. Gehalt der Krautschicht an organischen Substanzen

Untersuchungen über Menge und Verteilung organischer pflanzlicher Substanzen in Ökosystemen sind selten. Einige Arbeiten beziehen sich auf Wiesen oder Weiden (BODROGKÖZY and HORVATH 1969, RESMERITA 1971, SPEIDEL und WEISS 1972), andere auf aquatische Makrophyten (BOYD 1970) oder auf die Vegetation von Marschen (KETNER 1972).

Hinsichtlich der Waldökosysteme sind neben älteren Untersuchungen von GÄUMANN 1935 an *Fagus sylvatica* die Arbeiten von KIMURA 1969, 1970a, 1970b zu erwähnen, der Bestände des krautigen *Pteridophyllum racemosum* (Papaveraceae) im Unterwuchs eines subalpinen japanischen *Abies*-Waldes und einen jungen subalpinen *Abies veitchii*-Bestand untersuchte und dabei insbesondere den Kohlenhydrathaushalt berücksichtigte. Wenn auch die Kohlenhydratmengen wegen der hohen Biomasse der Bestände nicht mit den Werten der Krautschicht des *Luzulo*-Fagetum vergleichbar sind, so zeigen die Ergebnisse doch zumindest, daß auch hier die Dynamik der Kohlenhydrate (es wurden Zucker, Stärke und Hemicellulosen untersucht) für den Stoffumsatz von großer Bedeutung sind.

Erwähnenswert ist die Untersuchung von SPEIDEL und WEISS 1972, die ebenfalls im Rahmen des Sollingprojektes, die Wurzelmasse und z. T. auch die Stoppeln einer Goldhaferwiese auf einige organische Inhaltsstoffe (lösli. Kohlenhydrate, Rohprotein und Rohfett) hin untersuchten. Die Dynamik der Gehalte an löslichen Kohlenhydraten in der Wurzelmasse ist zumindest tendenziell mit derjenigen der unterirdischen Teile der Buchenwald-Krautschicht zu vergleichen, wenn auch die maximalen Gehalte in beiden Beständen in verschiedenen Monaten erreicht werden. Bei den Rohproteingehalten gibt es allerdings Unterschiede insofern, als bei der Krautschicht keine herbstliche Zunahme festgestellt werden konnte. Vermutlich ist die Zunahme in der Wurzelmasse des Wiesenbestandes zumindest z. T. durch eine Zunahme an löslichen N-Verbindungen, die im Rohproteingehalt mit erfaßt sind, vorgetäuscht. Die von

SPEIDEL und WEISS beobachteten niedrigen Rohfettgehalte im Sommer und die hohen herbstlichen Gehalte konnten bei den unterirdischen Teilen der Krautschicht, deren prozentuale Lipidgehalte jahreszeitlich annähernd konstant sind, nicht festgestellt werden.

5.2.4. Turnover der untersuchten Stoffe in der Krautschicht

Wie die Untersuchungen gezeigt haben, unterliegen mit der Biomasse auch die an ihrem Aufbau beteiligten Substanzen großen Veränderungen. Allerdings ist das Ausmaß bei den einzelnen Substanzen unterschiedlich. Diese Unterschiede kann man am ehesten dadurch beschreiben, daß man die Produktion eines Stoffes (berechnet aus der Differenz seines maximalen und minimalen Gehaltes in der Krautschicht) zu seinem mittleren Gehalt in Beziehung setzt. In Tabelle 44 sind die entsprechenden Daten für die Biomasse und alle untersuchten Substanzen für die unter- und oberirdischen Organe sowie für die gesamte Krautschicht zusammengestellt.

Der Umsatz unter- und oberirdischer Organe an Biomasse ist verschieden. Wie zu erwarten, ist er in den oberirdischen Organen um ein Mehrfaches höher als unterirdisch. Entsprechend ist auch der Turnover der meisten Substanzen oberirdisch größer. Eine Ausnahme machen die löslichen N-Verbindungen, die löslichen Oligo- und Disaccharide und, in geringerem Ausmaße, die Stärke, deren Turnover in den unterirdischen Organen höher ist als oberirdisch. Offenbar ist dies ein Ausdruck der Speicherfunktion der unterirdischen Teile.

Insgesamt lassen sich zwei Gruppen von Substanzen unterscheiden: einmal solche, deren Umsatz so groß oder nur wenig größer ist als der Umsatz an Biomasse (Ges. - und Prot. -N, Protein, Cellulose und Lignin) und eine Gruppe von Substanzen, deren Umsatz im Vergleich zur Biomasse besonders hoch ist. Dazu gehören ne-

ben allen leicht mobilisierbaren Kohlenhydraten (in erster Linie lösl. Mono- und Disaccharide und Stärke, aber auch lösl. Oligo- und Polysaccharide) auch die Hemicellulosen, denen offenbar, wie bereits in Abschnitt 5.1.4.2.3. vermutet, eine gewisse Speicherfunktion zukommt. Allerdings wird dies nicht so deutlich wie bei den übrigen Reservekohlenhydraten, da ein Teil der Hemicellulosen als reine Wandsubstanzen wahrscheinlich am Stoffwechsel unbeteiligt ist. Ganz ähnliche Turnover-Werte zeigen in den oberirdischen Organen die Lipide, die wie die Hemicellulosen eine funktionell gemischte Gruppe darstellen. Schließlich fallen auch die Aschesubstanzen in den oberirdischen Organen mit einem hohen Umsatz auf.

	mittlerer Gehalt (in kg/ha)			Jährliche Produktion (in kg/ha)			Turnover (Prod. in % d. mittl. Gehaltes)		
	u.	o.	ges.	u.	o.	ges.	u.	o.	ges.
Biomasse	34,19	22,05	56,24	3,60	9,30	12,90	11	42	23
Asche	1,03	0,95	1,98	0,11	0,61	0,72	11	64	36
lösl. N	0,21	0,10	0,31	0,07	0,02	0,09	33	20	29
Prot. -N	0,42	0,43	0,85	0,09	0,18	0,27	22	42	32
Ges. -N	0,63	0,53	1,16	0,08	0,19	0,27	13	36	23
Protein	2,69	2,67	5,36	0,59	1,08	1,67	22	41	31
Lipide	0,87	1,32	2,19	0,18	0,74	0,92	21	56	42
Mono- + Disacch.	0,69	1,12	1,81	0,81	1,44	2,25	117	129	125
Oligo- + Polysacch.	0,28	0,02	0,30	0,22	0,01	0,23	79	50	77
Stärke	0,44	0,22	0,66	0,57	0,27	0,84	130	123	127
Hemicell.	2,65	1,38	4,03	0,91	0,79	1,70	34	57	42
Cellulose	10,48	6,48	16,96	2,02	2,72	4,74	19	42	28
Lignin	7,33	3,28	10,61	0,99	0,95	1,94	14	29	18

Tabelle 44: Durchschnittlicher Gehalt, Produktion und Turnover der untersuchten Stoffe in der Krautschicht.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die unterirdischen Teile Reserveorgane für Stärke, lösliche Kohlenhydrate und in geringerem Maße auch für Hemicellulosen und lösliche N-Verbindungen darstellen. Der hohe Turnover kommt dadurch zustande, daß die Reserven zu Beginn der Hauptwachstumsperiode mobilisiert und in die oberirdischen Organe abtransportiert werden. Im Verlaufe der Vegetationsperiode verlieren die oberirdischen Organe allmählich ihren überwiegend stoffverbrauchenden Charakter. Die Wachstumsintensität läßt nämlich rasch nach, und mit steigender Photosynthesekapazität können nach und nach Stoffgewinne erzielt werden, die der Auffüllung der unterirdischen Reserven dienen können. Gegen Ende der Vegetationsperiode wird zusätzlich ein Teil der genannten Substanzen aus den oberirdischen Teilen abgezogen und ebenfalls gespeichert.

6. Zusammenfassung

Im Rahmen des Sollingprojektes des Internationalen Biologischen Programms (IBP) wurden verschiedene Waldbodenpflanzen eines montanen Hainsimsen-Buchenwaldes (*Luzulo-Fagetum*) chemisch-ökologisch untersucht.

Die während der Vegetationsperiode 1970 monatlich gesammelten Proben der Krautschichtarten *Deschampsia flexuosa*, *Luzula albidula*, *Oxalis acetosella*, *Polygonatum verticillatum*, *Fagus sylvatica* (Keimlinge), *Sorbus aucuparia* (Jungpflanzen) und des Mooses *Polytrichum formosum* wurden getrennt nach funktionell unterschiedlichen Organen monatlich auf ihre stoffliche Zusammensetzung hin untersucht. Dabei wurden Asche, löslicher Stickstoff, Proteinstickstoff, Gesamtstickstoff, Protein (aus Protein-N errechnet), Lipide, lösliche Kohlenhydrate, Stärke, Hemicellulosen, Cellulose und Lignin berücksichtigt.

Außer der Zusammensetzung der einzelnen Arten und Organe und ihrer vegetationszeitlichen Dynamik konnte durch Kombination mit Biomassewerten annähernd die stoffliche Zusammensetzung der Krautschicht in flächenbezogenen Werten und die Anteile der einzelnen Arten daran bestimmt werden. Durch Vergleich der maximalen und minimalen Werte war es möglich, die Produktion an verschiedenen Stoffen abzuschätzen und das Ausmaß des jeweiligen Turnover anzugeben.

Die stoffliche Zusammensetzung der Arten erwies sich als charakteristisch verschieden bei den einzelnen Lebensformen. Aufgrund der Anteile der Zellwandsubstanzen einerseits und der Anteile stoffwechselaktiver Verbindungen (Proteine, Lipide, Speicherkohlenhydrate) andererseits konnte eine abgestufte Reihenfolgen von den Rhizom-Geophyten (*Oxalis* und *Polygonatum*) mit höchsten Protein-, Speicherkohlenhydrat- und z. T. Lipidgehalten über Nanophanerophyten (*Fagus sylvatica* und *Sorbus aucuparia*) und Hemikryptophyten (*Deschampsia flexuosa* und *Luzula albidula*) bis hin zu *Polytrichum formosum* als Thallo-Chamaephyt festgestellt werden.

Im einzelnen ergaben sich für die verschiedenen untersuchten Stoffe folgende Ergebnisse:

- 1) Der Aschegehalt überwiegt deutlich in den oberirdischen Teilen bzw. Blättern. Die vegetationszeitliche Dynamik ist bei den verschiedenen Arten und Organen unterschiedlich ausgeprägt.
- 2) Niedermolekulare lösliche N-Verbindungen mit Reserve- und Transportfunktionen haben ihren mengenmäßigen Schwerpunkt in den unterirdischen Organen, während oberirdisch der Proteinstickstoff dominiert. Der Gesamt-N-Gehalt ist oberirdisch am höchsten. Die relativen Protein-N-Gehalte sind zu Beginn der Vegetationsperiode in den jungen Pflanzenteilen am höchsten und nehmen im Laufe, besonders gegen Ende der Vegetationsperiode ab. Der Gehalt an löslichem Stickstoff erreicht zu Beginn und am Ende der Vegetationsperiode Höchstwerte.

Die vergleichsweise hohen Ges. -N-Gehalte der untersuchten Krautschichtarten können als Zeichen ausreichender Stickstoffversorgung der Böden des Untersuchungsgebietes gewertet werden.

- 3) Der Lipidgehalt, der vor allem wegen der photosynthetisch aktiven Gewebe in den oberirdischen Organen höher ist als unterirdisch, zeigt bei den wintergrünen Arten in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode oberirdisch eine kontinuierliche Abnahme, während bei den frühzeitig absterbenden Organen der sommergrünen Arten im Spätherbst eine erneute Zunahme beobachtet werden kann.

- 4) Von den löslichen Kohlenhydraten überwiegen bei den meisten Arten die niedermolekularen Mono- und Disaccharide bei weitem, vor allem in den oberirdischen Organen und Blättern. Neben Glukose und Fruktose ist auch Saccharose bei allen Arten nachweisbar. Bei *Deschampsia flexuosa* und *Fagus sylvatica* tritt sie allerdings erst gegen Ende der Vegetationsperiode auf. Als Polysaccharid wird zumeist Stärke gespeichert, bei *Deschampsia flexuosa* und besonders *Polygonatum verticillatum* wurden stattdessen Fruktosane nachgewiesen. Das höchste Speichervermögen besitzen die unterirdischen Organe der Rhizom-Geophyten. Der Gehalt an Speicherkohlenhydraten ist zu Beginn der Vegetationsperiode zur Zeit des

intensivsten Wachstums am niedrigsten und steigt bei den einzelnen Arten unterschiedlich schnell bis zu einem Maximum im Sommer an, das bei einem Teil der Arten sogar auf etwa gleichbleibendem Niveau bis zum Herbst gehalten werden kann. Während im Sommer bevorzugt Polysaccharide gespeichert werden, ist zu Beginn und am Ende der Vegetationsperiode eine etwas stärkere Beteiligung der niedermolekularen Kohlenhydrate festzustellen.

5) Bei den meisten Arten überwiegt der Hemicellulosegehalt in den unterirdischen Teilen. Neben den meist vorherrschenden Pentosen Xylose und Arabinose wurden Galaktose, selten auch Manno- se und Rhamnose als Hemicellulosenbestandteile nachgewiesen.

Die Veränderungen der Hemicellulosegehalte während der Vegetationsperiode sind zumeist, ähnlich wie die der übrigen Zellwand- substanzen, nur geringfügig. In einigen Fällen konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß Hemicellulosen auch als Speicherkohlen- hydrate fungieren.

6) Die Cellulose, deren Gehalt besonders in den unterirdischen Organen der Hemikryptophyten und in den verholzten Teilen der Nanophanerophyten hoch ist, enthält neben der stets deutlich domi- nierenden Glukose andere Hexosen: Galaktose, Mannose (besonders reichlich bei *Polytrichum formosum*) und seltener Rhamnose. Immer ist auch Xylose, seltener dagegen Arabinose (beide besonders bei den Hemikryptophyten) nachzuweisen.

7) Lignin tritt zumeist reichlich in den unterirdischen und den ver-holzten Organen auf. Die vegetationszeitlichen Veränderungen der Ligningehalte sind meist unerheblich.

8) Die Biomasse der untersuchten Krautschicht wird für die Vege- tationsperiode 1970 auf durchschnittlich 56 kg/ha (34 kg/ha unter- und 22 kg/ha oberirdisch) geschätzt. Die größte Biomasse besitzt *Polytrichum formosum* mit etwa 34 kg/ha, danach folgt *Luzula al- bida* mit 15 kg/ha und *Deschampsia flexuosa* mit etwa 2 kg/ha. Die übrigen Arten erreichen zusammen nur etwa 2 kg/ha. Der außer- ordentlich niedrigen Biomasse entsprechend ist auch das Reser- voir einzelner Stoffe in der Krautschicht als gering einzuschätzen.

Insgesamt herrschen die Zellwandsubstanzen Cellulose (17 kg/ha), Lignin (11 kg/ha) und Hemicellulosen (4 kg/ha) vor. Asche (2 kg/ha), Proteine (5 kg/ha), Lipide (2 kg/ha) lösliche Kohlenhydrate (2 kg/ha) und Stärke (weniger als 1 kg/ha) treten demgegenüber mengenmäßig stark zurück. In der Krautschicht ist der Umsatz an Biomasse oberirdisch um ein Mehrfaches höher als unterirdisch. Von den verschiedenen untersuchten Stoffgruppen der Krautschicht haben die löslichen Kohlenhydrate, Stärke und in geringerem Maße auch die Hemicellulosen den höchsten Turnover. Deutlich höher als der jeweilige Umsatz an Biomasse ist auch der Turnover an Lipiden und Aschesubstanzen in den oberirdischen Organen und an niedermolekularen N-Verbindungen in den unterirdischen.

7. Literaturverzeichnis

- AHMED, Z. F. et al.: Phytochemical studies of certain Centaurea species. *Lipids. Planta medica* 19, 264-269 (1970/71).
- AICHINGER, E.: Pflanzen als forstliche Standortsanzeiger. Wien 1967.
- ALVES, J.A.: Composicao quimica da Festuca elatior L. ssp. arundinacea (Schreb.) Hack. Alguns dados para o seu estudo. *Melhoramento (Elvas)* 9, 97-130 (1956).
- ARNOLD, A.: Einleitung und Übersicht. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 6, Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate. Berlin 1958.
- ATANASIU, L.: Variatia cantitatii glucidelor solubile din frunzele unor conifere si cereale de toamna in decursul iernii. *Studii si cercetari de Biologie, Seria Botanica* 20, 503-507 (1968).
- AUGUSTIN, H. et al.: Über die Ligninbestimmung nach Kürschner. *Holzforschung* 24, 125-128 (1970).
- BABENKO, V. I.: Peculiarities of metabolism of soluble carbohydrates and free amino acids in winter wheat induced by negative temperatures. *Soviet Plant Physiol.* 15, 710-715 (1968). (Translation of Fiziologiya Rastenii)
- BABENKO, V. I. and INKINA, A. G.: Effect of temperature and day length on organogenesis and content of carbohydrate-nitrogenous substances in some cereals. *Soviet Plant Physiol.* 17, 423-430 (1970). (Translation of Fiziologiya Rastenii)
- BABENKO, V. I. et al.: Change of the protein complex of winter wheat under the effect of negative temperatures. *Soviet Plant Physiol.* 16, 765-768 (1969). (Translation of Fiziologiya Rastenii)
- BAILEY, R. W.: Pasture quality and ruminant nutrition. I. Carbohydrate composition of ryegrass varieties grown as sheep pastures. *N. Z. J. Agric. Res.* 7, 496-507 (1964).

- BAILEY, R. W. and PAIN, V. : Polysaccharide mannose in New Zealand ferns. *Phytochem.* 10, 1065-1073 (1971).
- BAILEY, R. W. and ULYATT, M. J. : Pasture quality and ruminant nutrition. II. Carbohydrate and lignin composition of detergent-extracted residues from pasture grasses and legumes. *N. Z. J. Agric. Res.* 13, 591-604 (1970).
- BARRETT, A. J. and NORTHCOTE, D. H. : Apple fruit pectic substances. *Biochem. J.* 94, 617-627 (1965).
- BAUMEISTER, W. : Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. Stuttgart 1954.
- BAUMEISTER, W. : Die Aschenstoffe. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 4, Die mineralische Ernährung der Pflanze. Berlin 1958.
- BAUMEISTER, W. und REICHART, G. : *Lehrbuch der Angewandten Botanik*. Stuttgart 1969.
- BAZZAZ, F. A. and BLISS, L. C. : Net primary production of herbs in a central Illinois deciduous forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 98, 90-94 (1971).
- BEARD, J. B. and DANIEL, W. H. : Variations in the total, non-protein, and amide nitrogen fractions of *Agrostis palustris* Huds. leaves in relation to certain environmental factors. *Crop Sci.* 7, 111-115 (1967).
- BECKMAN Instruments G.m.b.H. : Bedienungsanleitung des Beckman/Spinco Papierelektrophorese-Systems Modell R. Vervielfältigtes Manuskript 1965.
- BEEVERS, L. and COOPER, J. P. : Influence of temperature on growth and metabolism of ryegrass seedlings. II. Variation in metabolites. *Crop Sci.* 4, 143-146 (1964).
- BEEVERS, L. and HAGEMAN, R. H. : Nitrate reduction in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20, 495-522 (1969).
- BEISS, U. : Phosphatide und Glykolipide. In: PAECH, K. und TRACEY, M. V. (Hrsg.) *Moderne Methoden der Pflanzenanalyse*, 6. Band. Berlin 1963.

- BEISS, U.: Lipide und Phosphatide der Zuckerrübe. Landwirtschaftl. Forsch. 23, 1. Sonderheft, 198-206 (1969).
- BENECKE, P. and MAYER, R.: Aspects of soil water behavior as related to beech and spruce stands. Some results of the water balance investigations. In: ELLENBERG, H. (Ed.) Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling Project. Berlin 1971.
- BENECKE, U.: Wachstum, CO_2 -Gaswechsel und Pigmentgehalt einiger Baumarten nach Ausbringung in verschiedene Höhenlagen. Angew. Bot. 46, 117-135 (1972).
- BENNERT, W.: Untersuchungen zur stofflichen Zusammensetzung von Waldbodenpflanzen mit besonderer Berücksichtigung methodischer Probleme. Diplomarbeit Freie Universität Berlin 1970.
- BEN-ZIONI, A. et al.: Correlations between nitrate reduction, protein synthesis and malate accumulation. Physiol. Plant. 23, 1039-1047 (1970).
- BEN-ZIONI, A. et al.: Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate reduction products of the shoot. Physiol. Plant. 24, 288-290 (1971).
- BERGMANN, H. et al.: Über die physiologische Wirkung von Sonne und Schatten auf *Coffea arabica* L. "caturra" unter Freilandbedingungen in Kuba. II. Stoffwechsel von Jungpflanzen. Z. Pflanzenphysiol. 63, 444-460 (1970).
- BERINGER, H.: Einfluß der Temperatur auf Ertrag und Fettbildung von Haferkörnern. Z. Pflanzenernährung u. Bodenkd. 116, 45-53 (1967).
- BERINGER, H.: An approach to the interpretation of the effect of temperature on fatty acid biosynthesis in developing seeds. Z. Pflanzenernährung u. Bodenkd. 128, 115-122 (1971).
- BERINGER, H. und SAXENA, N. P.: Einfluß der Temperatur auf den Tocopherolgehalt von Samenfetten. Z. Pflanzenernährung u. Bodenkd. 120, 71-78 (1968).
- BLAKE, J. D. and RICHARDS, G. N.: Polysaccharides of tropical pasture herbage. I. Studies on the distribution of the major polysaccharide components of spear grass

- (*Heteropogon contortus*) during growth. Aust. J. Chem. 23, 2353-2360 (1970a).
- BLAKE, J. D. and RICHARDS, G. N.: Polysaccharides of tropical pasture herbage. II. A xylan from the leaf of spear grass (*Heteropogon contortus*). Aust. J. Chem. 23, 2361-2368 (1970b).
- BLASER, R. E. et al.: The relationship between carbohydrate accumulation and growth of grasses under different microclimates. Proc. X International Grassland Congress, Paper No. 14, 1966.
- BODROCKÖZY, G. and HORVATH, I.: Production examinations on plant associations of grass-lands with solonetz soil. I. Effect of climatic and soil factors on dry matter, carbohydrate and nitrogen contents of *Artemisio-Festucetum pseudovinae*. Acta Biol. Szeged 15, 3-10 (1969).
- BOEHRINGER Mannheim GmbH: Enzymatische Analyse für die Lebensmittelchemie. Glucose und Fructose. Vervielfältigtes Manuskript 1969a.
- BOEHRINGER Mannheim GmbH: Enzymatische Analyse für die Lebensmittelchemie. Saccharose. Vervielfältigtes Manuskript 1969b.
- BOEHRINGER Mannheim GmbH: Enzymatische Analyse für die Lebensmittelchemie. Stärke. Vervielfältigtes Manuskript 1969c.
- BÖMER, A.: Fett. In: BÖMER, A. et al. (Hrsg.) Handbuch der Lebensmittelchemie, Bd. 2, Teil 2. Berlin 1935.
- BOGNER, W.: Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoffernährung. Diss. Stuttgart-Hohenheim 1966.
- BONDI, A. and MEYER, H.: Lignins in young plants. Biochem. J. 43, 248-256 (1948).
- BORESCH, K.: Gehalt der Pflanzen an Mineralstoffen. Tab. Biol. Per. IV, V. Den Haag 1935.
- BORNKAMM, R.: Grundprinzipien der Ökologie. Der Mathematische und Naturwissenschaftl. Unterricht 24, 467-472 (1971).

- BORNKAMM, R. and BENNERT, W.: Chemical composition of plants of the field layer. - Preliminary report. In: ELLENBERG, H. (Ed.) Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling Project. Berlin 1971.
- BOYD, C. E.: Amino acid, protein, and caloric content of vascular aquatic macrophytes. *Ecology* 51, 902-906 (1970).
- BRADSTREET, R. E.: The Kjeldahl method for organic nitrogen. New York 1965.
- BRAUN, J. W. et al.: Soluble carbohydrates in the bark of Italian prune (*Prunus domestica*) trees. *Physiol. Plant.* 24, 214-217 (1971).
- BRECKLE, S.-W. und KULL, U.: Osmotische Verhältnisse und Zuckergehalt und Jahresgang bei Bäumen Ost-Afghanistans. *Flora* 160, 43-59 (1971).
- BREHMER, W. von. Stärke. In: WIESNER, J. von: Die Rohstoffe des Pflanzenreichs, 2. Band, Hölzer bis Zucker. Leipzig 1928.
- BROWN, R. H. and BLASER, R. E.: Relationships between reserve carbohydrate accumulation and growth rate in orchid-grass and tall fescue. *Crop Sci.* 5, 577-582 (1965).
- BROWNING, B. L.: Methods of wood chemistry, Volume I - II. New York 1967.
- BUCHALA, A. J. et al.: Quantitative studies on the polysaccharides in the non-endospermic tissues of the oat plant in relation to growth. *Phytochem.* 10, 1285-1291 (1971).
- BUCHANAN, R. A.: Effect of storage and lipid extraction on the properties of leaf protein. *J. Sci. Fd. Agric.* 20, 359-364 (1969).
- BUNDESFORSCHUNGSANSTALT für Forst- und Holzwirtschaft in Reinbek: Jahresbericht 1970.
- BUNDESFORSCHUNGSANSTALT für Forst- und Holzwirtschaft in Reinbek: Jahresbericht 1971.
- CRAILUPA, V. and FRASER, D. A.: Effect of soil and air temperature on soluble sugars and growth of white spruce (*Picea glauca*) seedlings. *Can. J. Bot.* 46, 65-69 (1968).

- CHEN, D. et al. : Studies on water regime and nitrogen metabolism of citrus seedlings grown under water stress. *Plant Physiol.* 39, 379-386 (1964).
- CHERNOMORETS, M. V. : Change in the main components of the carbohydrate complex in grape shoots in connection with their frost resistance. *Soviet Plant Physiol.* 16, 382-386 (1969). (Translation of *Fiziologiya Rastenii*)
- CHONG, C. and TAPER, C. D. : Daily variation of sorbitol and related carbohydrates in *Malus* leaves. *Can. J. Bot.* 49, 173-177 (1971).
- CONNOR, H. E. et al. : Chemical composition of New Zealand tall-tussocks (*Chionochloa*). *N. Z. J. Agric. Res.* 13, 534-554 (1970).
- CRAMER, F. : *Papierchromatographie*. Weinheim 1958.
- CROMBIE, W. M. : Fatty acids in chloroplasts and leaves. *J. Exper. Bot.* 9, 254-261 (1958).
- CZAPEK, F. : *Biochemie der Pflanzen*, Band 2. Jena 1920.
- DAVIDSON, R. L. : Effects of edaphic factors on the soluble carbohydrate content of roots of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. *Ann. Bot. N. S.* 33, 579-589 (1969).
- DERIAZ, R. E. : Routine analysis of carbohydrates and lignin in herbage. *J. Sci. Fd. Agric.* 12, 152-160 (1961).
- DEUTSCHER WETTERDIENST: *Klima-Atlas von Niedersachsen*. Offenbach 1964.
- DEVER, J. E. et al. : Partial chemical characterization of corn root cell walls. *Plant Physiol.* 43, 50-56 (1968).
- DÖRING, H. -W. : Bestimmung des Gehaltes an löslichen Sacchariden in Pflanzensubstanzen. Vervielfältigtes Manuskript 1972a.
- DÖRING, H. -W. : Bestimmung der Stärke in pflanzlichen Probenmaterial. Vervielfältigtes Manuskript 1972b.
- DOMPERT, W. und BERINGER, H. : Fettsynthese in Sonnenblumen-Früchten bei unterschiedlicher Sauerstoff-Konzentration. *Die Naturwissenschaften* 57, 40-41 (1970).

- DOUCET, J. et ROBERT, A. : Utilisation du diméthylsulfoxyde à la délignification de bois de bouleau. II. Purification et étude des ligninés obtenues. *Holzforschung* 24, 193-198 (1970).
- DUVIGNEAUD, P. et DENAEYER-DE SMET, S. : Distribution de certains éléments minéraux (K, Ca et N) dans les tapis végétaux naturels. *Bull. Soc. Franc. Physiol. Vég.* 8, 96-103 (1962).
- DUVIGNEAUD, P. et DENAEYER-DE SMET, S. : Phytogéochimie des groupes écosociologiques forestiers de Haute-Belgique. 1. Essai de classification phytochimique des espèces herbacées. *Oecol. Plant.* 5, 1-32 (1970).
- EBER, W. : The primary production of the ground vegetation of the Luzulo-Fagetum. In: ELLENBERG, H. (Ed.) *Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling Project.* Berlin 1971.
- EBERMAYER, E. : *Die gesamte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues.* Berlin 1876.
- EDELMAN, J. and JEFFORD, T. G. : The mechanism of fructosan metabolism in higher plants as exemplified in *Helianthus tuberosus*. *New Phytol.* 67, 517-531 (1968).
- ELLENBERG, H. : Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitt. Florist.-soziol. Arbeitsgemeinschaft Niedersachsen*, Heft 5 (1939).
- ELLENBERG, H. : Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie I.* Stuttgart 1950.
- ELLENBERG, H. : Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. *Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie II.* Stuttgart 1952.
- ELLENBERG, H. : *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht.* Stuttgart 1963.
- ELLENBERG, H. : Stickstoff als Standortsfaktor. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 77, 82-92 (1964).
- ELLENBERG, H. : *Internationales Biologisches Programm. Beiträge der Bundesrepublik Deutschland.* Deutsche Forschungsgemeinschaft, Bad Godesberg 1967.

- ELLENBERG, H.: Grundlagenforschung zur Landschaftsökologie im Internationalen Biologischen Programm. In: TÜXEN, R. (Hrsg.) Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie. Bericht über das 7. Internationale Symposium in Stolzenau/Weser 1963 des Internationalen Vereins für Vegetationskunde. Den Haag 1968a.
- ELLENBERG, H.: Leistung und Haushalt von Land-Lebensgemeinschaften. Das Sollingprojekt im Internationalen Biologischen Programm (IBP). Umschau 68, Heft 16, 481-485 (1968b).
- ELLENBERG, H. (Ed.): Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling Project. Ecological Studies, Volume 2. Berlin 1971a.
- ELLENBERG, H.: Introductory survey. In: ELLENBERG, H. (Ed.) Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling Project. Berlin 1971b.
- ELLENBERG, H.: Ökologische Forschung und Erziehung als gemeinsame Aufgabe. Umschau 72, Heft 2, 53-54 (1972).
- ELLENBERG, H. (Hrsg.): Ökosystemforschung. Ergebnisse von Symposien der Deutschen Botanischen Gesellschaft und der Gesellschaft für Angewandte Botanik in Innsbruck, Juli 1971. Berlin 1973a.
- ELLENBERG, H.: Ökosystem-Forschung im Internationalen Biologischen Programm. In: KURZROCK, R. (Hrsg.): Probleme der Umweltforschung. Berlin 1973b.
- ELLENBERG, H. and MUELLER-DOMBOIS, D.: A Key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 37, 56-73 (1967).
- ELLENBERG, H. und OVINGTON, J. D.: Produktions-Ökologie von Land-Lebensgemeinschaften im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 35, 14-28 (1964).
- ENGEL, H.: Beiträge zur Kenntnis des Stickstoffumsatzes grüner Pflanzen. Planta 7, 133-164 (1929).
- ERVIN, E. L. and SYPERDA, G.: Seasonal effects on soluble sugars and cytological aspects of *Polygonatum canaliculatum* rhizomes. Bull. Torrey Bot. Club 98, 162-167 (1971).

- EVERS, F. H.: Die Bedeutung der Stickstoff-Form für Wachstum und Ernährung der Pflanzen, insbesondere der Waldbäume. Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzücht., Nr. 14, 19-37 (1964).
- FABIAN, I.: Der Fettsäuregehalt der Blätter und Wurzeln bei Sonnenblumenpflanzen unter dem Einfluß von P- und K-Mangel. Rev. Roum. Biol., Ser. Bot. 14, 103-107 (1969a).
- FABIAN, I.: Der Einfluß von P- und K-Mangel auf den Gehalt der Blätter und Wurzeln an Fettsäuren und Lipid-P bei Sonnenblumenpflanzen. Rev. Roum. Biol., Ser. Bot. 14, 293-299 (1969b).
- FANKHAUSER, M. und ERISMANN, K. H.: Über den Einfluß des Kinetins (6-Furfuryl-Amino-Purin) auf den Zuckerhaushalt von *Lemna minor* L. Flora, Abt. A, 160, 342-349 (1969).
- FERGUS, B. J. and GORING, D. A. I.: The distribution of lignin in birch wood as determined by ultraviolet microscopy. *Holzforschung* 24, 118-124 (1970).
- FISCHER, H.: Tagesperiodische Auswanderung der Kohlenhydrate aus dem Blatt. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 6, Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate. Berlin 1958a.
- FISCHER, H.: Transport von organisch gebundenem Stickstoff. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 8, Der Stickstoffumsatz. Berlin 1958b.
- FISCHER, H.: Der Mineralstofftransport. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 13, Der Stofftransport in der Pflanze. Berlin 1967.
- FLECK-GERNDT, G.: Untersuchungen über die Photosynthese alternder Blätter. I. Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, Stickstoffhaushalt und Assimilationstätigkeit. *Biol. Zbl.* 90, 479-506 (1971).
- FORMAN, R. T. T.: Comparison of coverage, biomass, and energy as measures of standing crop of bryophytes in various ecosystems. *Bull. Torrey Bot. Club* 96, 582-591 (1969).
- FRANK, H.: Über den Stickstoffverlust bei alternden Pflanzen. *Planta* 44, 319-340 (1954).

- FRANZ, G. und MEIER, H.: Bildung und Aufbau des Schleimpolysaccharids (Salepmannan) von Orchideenknollen. *Planta medica* 19, 326-332 (1970/71).
- FRANZ, G. und MEIER, H.: Untersuchungen über Vorkommen und Physiologie des Trisaccharids Gentianose. *Z. Pflanzenphysiol.* 66, 433-439 (1972).
- FRASER, C. G. and WILKIE, K. C. B.: A hemicellulosic glucan from oat leaf. *Phytochem.* 10, 199-204 (1971a).
- FRASER, C. G. and WILKIE, K. C. B.: β -glucans from oat leaf tissues at different stages of maturity. *Phytochem.* 10, 1539-1542 (1971b).
- FRETZ, T. A. and DUNHAM, C. W.: The effect of light intensity on the soluble carbohydrates level and macronutrient composition of *Ilex opaca* Ait. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96, 179-184 (1971).
- FREY-WYSSLING, A.: Die pflanzliche Zellwand. Berlin 1959.
- FROMENT, A.: Etude expérimentale de la minéralisation de l'azote organique dans les différents types d'humus. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 103, 311-319 (1970).
- GÄUMANN, E.: Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus silvatica* L.) im Laufe eines Jahres. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 44, 157-334 (1935).
- GAILLARD, B. D. E. and BAILEY, R. W.: The distribution of galactose and mannose in the cell-wall polysaccharides of red clover (*Trifolium pratense*) leaves and stems. *Phytochem.* 7, 2037-2044 (1968).
- GAMS, H.: Kleine Kryptogamenflora, Band IV, Die Moos- und Farnpflanzen (Archegoniaten). Stuttgart 1957.
- GATES, J. W. and SIMPSON, G. M.: The presence of starch and alpha-amylase in the leaves of plants. *Can. J. Bot.* 46, 1459-1462 (1968).
- GAUSMAN, H. W. et al.: Some effects of artificial drying of corn grain. *Plant Physiol.* 27, 794-802 (1952).
- GEDDES, D. S. and WILKIE, K. C. B.: Hemicelluloses from the stem tissues of the aquatic moss *Fontinalis antipyretica*. *Carbohydr. Res.* 18, 333-335 (1971).

- GERLACH, A. : Wald- und Forstgesellschaften im Solling. Schriftenreihe für Vegetationskunde, Heft 5, 79-98 (1970).
- GERLACH, A. et al. : Vegetationsuntersuchungen im Solling (Beiträge zum Internationalen Biologischen Programm - Sollingprojekt). Schriftenreihe für Vegetationskunde, Heft 5, 75-78 (1970).
- GERLOFF, E. D. et al. : Changes in fatty acids of alfalfa roots during cold hardening. *Plant Physiol.* 41, 1280-1284 (1966).
- GIGON, A. and RORISON, I. H. : The response of some ecologically distinct plant species to nitrate- and to ammonium-nitrogen. *J. Ecol.* 60, 93-102 (1972).
- GÖRING, H. : Zur Regulation des Zuckerspiegels in pflanzlichen Geweben. *Biol. Zentralbl.* 89, 343-358 (1970).
- GOLD, V. M. : Some ecological-physiological features of the action spectrum of photosynthesis at light saturation. *Soviet Plant Physiol.* 16, 495-501 (1969). (Translation of *Fiziologiya Rastenii*)
- GOULD, S. E. B. et al. : Polysaccharides in germination. Xyloglucans ("amyloids") from the cotyledons of white mustard. *Biochem. J.* 124, 47-53 (1971).
- GREUB, L. J. and WEDIN, W. F. : Determination of total available carbohydrates in forage legume roots by extraction with takadiastase, amyloglucosidase, or sulfuric acid. *Crop Sci.* 9, 595-598 (1969a).
- GREUB, L. J. and WEDIN, W. F. : Effects of fineness of grind and periodic agitation on total available carbohydrate values obtained by enzyme saccharification. *Crop Sci.* 9, 691-692 (1969b).
- GROTELUESCHEN, R. D. and SMITH, D. : Determination and identification of nonstructural carbohydrates removed from grass and legume tissue by various sulfuric acid concentrations, takadiastase, and water. *Agric. Fd. Chem.* 15, 1048-1051 (1967).
- GROTELUESCHEN, R. D. and SMITH, D. : Carbohydrates in grasses. III. Estimations of the degree of polymerisation of the fructosans in the stem bases of timothy and brome grass near seed maturity. *Crop Sci.* 8, 210-212 (1968).
- GRÜNTUCH, R. : Untersuchungen über den N-Stoffwechsel unterirdischer Reservestoffbehälter. (Unter besonderer Berücksichtigung der Kartoffelknolle). *Planta* 7, 388-421 (1929).

- GUINN, G. and HUNTER, R. E.: Root temperature and carbohydrate status of young cotton plants. *Crop Sci.* 8, 67-70 (1968).
- HANS, R.: Die Zusammensetzung nichtcellulosischer Polysaccharide in verschiedenen Altersstufen des Holzes von *Thuja occidentalis* und *Abies dahlemensis*. *Holzfor-schung* 24, 60-64 (1970).
- HARRIS, P. J. and NORTHCOTE, D. H.: Patterns of polysaccharide biosynthesis in differentiating cells of maize root-tips. *Biochem. J.* 120, 479-491 (1970).
- HARWOOD, V. D.: Analytical studies on the carbohydrates of grasses and clovers. V. Development of a method for the estimation of cell-wall polysaccharides. *J. Sci. Ed. Agric.* 5, 270-275 (1954).
- HARWOOD, V. D.: Variation in carbohydrate analyses in relation to wood age in *Pinus radiata*. *Holzforschung* 25, 73-77 (1971).
- HAY, R. E. et al.: Concentration and translocation of nitrogen compounds in the corn plant (*Zea mays*) during grain development. *Plant Physiol.* 28, 606-621 (1953).
- HAYASHI, A. and TACHI, I.: Studies on the chemical combination between lignin and carbohydrate: The existence of phenolglycosidic bond in wheat straw lignin. *Tappi, General Section* 41, 173A-178A (1958).
- HEGI, G.: *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*, Band IV/3. Dicotyledones (II. Teil). München 1924.
- HEGI, G.: *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*, Band IV, 2. Teil, Teilband A, Dicotyledones (Droseraceae, Philadelphaceae, Grossulariaceae, Crassulaceae, Saxifragaceae, Parnassiaceae, Rosaceae). 2. Auflage, München 1961.
- HEGNAUER, R.: *Chemotaxonomie der Pflanzen*, Band 1. Thallophyten, Bryophyten, Pteridophyten und Gymnospermen. Basel 1962.
- HEGNAUER, R.: *Chemotaxonomie der Pflanzen*, Band 2, Monocotyledoneae. Basel 1963.
- HEGNAUER, R.: *Chemotaxonomie der Pflanzen*, Band 4, Dicotyledoneae: Daphniphyllaceae - Lythraceae. Basel 1966.

- HEGNAUER, R.: Chemotaxonomie der Pflanzen, Band 5, Dicotyledoneae: Magnoliaceae - Quinaceae. Basel 1969.
- HEHL, G.: Der Einfluß der Ernährung und des physiologischen Alters auf den Kohlenhydratgehalt sowie die einzelnen Kohlenhydratfraktionen bei einigen Gramineen und Leguminosen. Diss. Gießen 1971.
- HENGLEIN, F. A.: Pektine. In: PAECH, K. und TRACEY, M. V. (Hrsg.) Moderne Methoden der Pflanzenanalyse, Band 2. Berlin 1955.
- HENGLEIN, F. A.: Die Uron- und Polyuronsäuren (Pektin und Algin säure). In: RUHLAND, W. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band 6, Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate. Berlin 1958.
- HESS, D.: Pflanzenphysiologie. Stuttgart 1970.
- HILDITCH, T. P. and WILLIAMS, P. N.: The chemical constitution of natural fats. London 1964.
- HILLER, A. and VAN SLYKE, D. D.: A study of certain protein precipitants. J. Biol. Chem. 53, 253-267 (1922).
- HIRST, E. L. and JONES, J. K. N.: The chemistry of pectic materials. Advances Carbohydrate Chem. 2, 235-251 (1946).
- HODGES, J. D. and LORIO, P. L. Jr.: Carbohydrate and nitrogen fractions of the inner bark of loblolly pines under moisture stress. Can. J. Bot. 47, 1651-1657 (1969).
- HÖHNE, H.: Vergleichende Untersuchungen über Mineralstoff- und Stickstoffgehalt sowie Trockensubstanzproduktion von Waldbodenpflanzen. Arch. Forstwesen 11, 1085-1141 (1962).
- HÖHNE, H.: Der Mineralstoff- und Stickstoffgehalt von Waldbodenpflanzen in Abhängigkeit vom Standort. Arch. Forstwesen 12, 791-805 (1963).
- HÖHNE, H. und FIEDLER, H. J.: Über den Einfluß des Entwicklungszustandes von Waldgräsern auf ihren Gehalt an Mineralstoffen und Stickstoff. Arch. Forstwesen 12, 676-696 (1963).

- HOPFNER, B.: Ökophysiologische Untersuchungen in einem extrem sauren Calamagrostidetum epigeios. Diss. Gießen 1966.
- HOFFMANN, G.: Jahreszeitliche Änderungen des Stickstoffspiegels in Blättern, Holz und Rinde von Robinia pseudoacacia L. Arch. Forstwes. 16, 509-514 (1967).
- HOLLIGAN, P. M. and DREW, E. A.: Routine analysis by gas-liquid chromatography of soluble carbohydrates in extracts of plant tissues. II. Quantitative analysis of standard carbohydrates, and the separation and estimation of soluble sugars and polyols from a variety of plant tissues. New Phytol. 70, 271-297 (1971).
- HOLT, D. A. and HILST, A. R.: Daily variation in carbohydrate content of selected forage crops. Agron. J. 61, 239-242 (1969).
- HORAK, O. und KINZEL, H.: Typen des Mineralstoffwechsels bei den höheren Pflanzen. Österr. Bot. Z. 119, 475-495 (1971).
- HOSSFELD, R. L. and HUNTER, W. T.: The petroleum ether extractives of aspen bark. Tappi, Technical Section 41, 359-362 (1958).
- HUBAC, C. et al.: Résistance a la sécheresse du Carex pachystylis (J. Gay) plante du désert du Negev. Oecol. Plant. 4, 325-346 (1969).
- HUBAC, C. et GUERRIER, D.: Etude de la composition en acides aminés de deux Carex: Le Carex stenophylla Wahl. f. pachystylis (J. Gay) Asch. et Graebn., très résistant a la sécheresse, et le Carex setifolia Godron non Kunze, peu résistant. Effet d'un apport de proline exogène. Oecol. Plant. 7, 147-165 (1972).
- HUMPHRIES, E. C.: Mineral components and ash analysis. In: PAECH, K. und TRACEY, M. V. (Hrsg.) Moderne Methoden der Pflanzenanalyse, Band 1. Berlin 1956.
- HUMPHRIES, E. C.: The effect of growth regulators, CCC and B 9, on protein and total nitrogen of bean leaves (Phaseolus vulgaris) during development. Ann. Bot. (London) N. S. 32, 497-507 (1968).
- INSTITUT FÜR LANDESKUNDE (Hrsg.): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 99 Göttingen. Bearbeitet von J. Höver-

mann. Geographische Landesaufnahme 1 : 200000.
Naturräumliche Gliederung Deutschlands. Bad Godes-
berg 1963.

- IWANOFF, N. N. und LISCHKEWITSCH, M. J.: Über den Stick-
stoffverlust beim Trocknen der Pflanzen. Biochem.
Z. 205, 329-348 (1929).
- JANIESCH, P.: Zur Physiologie der Nachreife von Umbelliferen
nitrophiler Säume. Flora 160, 518-525 (1971).
- JEREMIAS, K.: Über den Jahresgang einiger Zucker in den Blät-
tern von *Hedera helix* L. Planta 52, 195-205 (1958).
- JEREMIAS, K.: Über die jahresperiodisch bedingten Veränderun-
gen der Ablagerungsform der Kohlenhydrate in vege-
tativen Pflanzenteilen unter besonderer Berücksich-
tigung der Zucker der Raffinose-Gruppe. Bot. Stu-
dien 15 (1964).
- JEREMIAS, K.: Der Einfluß des Welkens auf den Zucker- und Stär-
kegehalt isolierter Blätter von *Teucrium chamaedrys*
und *Brunella grandiflora*. Planta 65, 73-82 (1965).
- JEREMIAS, K.: Zur winterlichen Zuckeranhäufung in vegetativen
Pflanzenteilen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 82, 87-97
(1969).
- JEREMIAS, K. und FRANK, E.: Das jahresperiodische Verhalten
der Zucker und der Stärke in Wedeln und Rhizomen
von *Athyrium filix-femina* und *Dryopteris dilatata*.
Ber. Dtsch. Bot. Ges. 80, 722-728 (1967).
- JOHNSON, V. A. et al.: Nitrogen relations during spring growth
in varieties of *Triticum aestivum* L. differing in
grain protein content. Crop Sci. 7, 664-667 (1967).
- KANNANGARA, C. G. and WOOLHOUSE, H. W.: Changes in the
enzyme activity of soluble protein fractions in the
course of foliar senescence in *Perilla frutescens* (L.)
Britt. New Phytol. 67, 533-542 (1968).
- KAPPEN, L.: Jahreszeitliche Schwankungen der Kälte- und Dürre-
resistenz und des Zuckergehaltes bei Douglasien ver-
schiedener Herkunft. Tagungsbericht Nr. 100 des 1.
Internationalen Baumphysiologen-Symposiums. Ber-
lin 1968.
- KAPPEN, L.: Frostresistenz einheimischer Halophyten in Bezie-

hung zu ihrem Salz-, Zucker- und Wassergehalt im Sommer und Winter. Flora, Abt. B, 158, 232-260 (1969).

KAPPEN, L. und ULLRICH, W. R.: Verteilung von Chlorid und Zuckern in Blattzellen halophiler Pflanzen bei verschieden hoher Frostresistenz. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 83, 265-275 (1970).

KARLSON, P.: Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler. Stuttgart 1970.

KASPERBAUER, M. J. et al.: Effects of end-of-day red and far-red radiation on free sugars, organic acids and amino acids of tobacco. Phytochem. 9, 2091-2095 (1970).

KENNEDY, R. W. and JAWORSKY, J. M.: Variation in cellulose content of Douglas-fir. Tappi, Technical Association 43, 25-27 (1960).

KETNER, P.: Primary production of salt-marsh communities on the island of Terschelling in the Netherlands. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Verhandelingen Nummer 5 (1972).

KEYSSNER, E. und TAUBÖCK, K.: Die Stickstoffbilanz. Bestimmung der Stickstoff-Fractionen in der Pflanze. In: KLEIN, G. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenanalyse, Band 4, Teil 3. Wien 1933.

KIMURA, M.: Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VII. Analysis of production processes of young Abies stand based on the carbohydrate economy. Bot. Magazine (Tokyo) 82, 6-19 (1969).

KIMURA, M.: Analysis of production processes of an undergrowth of subalpine Abies forest, Pteridophyllum racemosum population. 1. Growth, carbohydrate economy and net production. Bot. Magazine (Tokyo) 83, 99-108 (1970a).

KIMURA, M.: Analysis of production processes of an undergrowth of subalpine Abies forest, Pteridophyllum racemosum population. 2. Respiration, gross production and economy of dry matter. Bot. Magazine (Tokyo) 83, 304-311 (1970b).

LINZEL, H.: Kalkliebende und kalkmeidende Pflanzen in stoffwechselphysiologischer Sicht. Naturwissenschaftl. Rdsch. 21, 12-16 (1968).

- KINZEL, H.: Ansätze zu einer vergleichenden Physiologie des Mineralstoffwechsels und ihre ökologischen Konsequenzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 82, 143-158 (1969).
- KINZEL, H.: Möglichkeiten und Ziele einer vergleichenden Physiologie der Pflanzen. Umschau 70, Heft 7, 206-209 (1970).
- KINZEL, H.: Biochemische Ökologie - Ergebnisse und Aufgaben. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84, 381-403 (1971).
- KINZEL, H. und HORAK, O.: Zur vergleichenden Physiologie der vikariierenden Ericaceen. Österr. Bot. Z. 116, 112-118 (1969).
- KIRCHNER, G. u. et al.: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Band 3, 3. Abteilung, Lieferung 30, Oxalidaceae. Stuttgart 1927.
- KLEINMANN, B.: Allgemeine Trennungsmethoden beim chemischen Arbeiten. In: KLEIN, G. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenanalyse, Bd. 1. Wien 1931.
- KLÖTZLI, F.: Zur Ökologie schweizerischer Buchwälder unter besonderer Berücksichtigung des Waldreservates Moos bei Birmensdorf und des Katzenses. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 39, 56-123 (1969).
- KLUGE, H.: Jahresperiodische Schwankungen des Kohlenhydratgehaltes in Siebröhrensäften, Blättern und Wurzeln einiger Holzgewächse. Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP) 161, 142-165 (1970).
- KLUGE, M.: Der CO_2 -Austausch der Sukkulenten. Biochemische Grundlagen einer ökologischen Anpassung. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84, 417-424 (1971).
- KLYACHKO, N. L.: Age peculiarities of protein synthesis. Soviet Plant Physiol. 15, 580-585 (1968). (Translation of Fiziologiya Rastenii)
- KOCH, K.: Der Einfluß des Kalium-Ernährungszustandes der höheren Pflanzen auf die Assimilation von anorganischem Stickstoff. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84, 607-612 (1971).
- KOENIG, F.: Galaktolipide in Blättern und Chloroplasten. Staatsexamensarbeit Köln 1969.

- KOENIG, F.: Konzentration einiger Lipide in den Chloroplasten von *Zea mays* und *Antirrhinum majus*. Z. Naturforschung 26b, 1180-1187 (1971).
- KOENIG, F.: Chemische Studien zur Zusammensetzung der Chloroplasten. Diss. Köln 1972.
- KOVACS, M.: Zöologische und experimentell-ökologische Untersuchungen in der Umgebung von Parád. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 10, 175-211 (1964).
- KOVACS, M.: Anwendung von bodenbiologischen Methoden in pflanzengeographischen Forschungen. I. Untersuchung der Nitratproduktion in den Waldböden des Mátra-Gebirges. Acta Bot. Hung. 11, 361-382 (1965).
- KOVACS, M.: Die *Acerion pseudoplatani*-Wälder (*Mercuriali-Tiliatum* und *Phyllitidi-Aceretum*) des Mátra-Gebirges. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 14, 331-350 (1968).
- KOVACS, M.: Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften als Anzeiger des Bodenstickstoffs. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 15, 101-118 (1969).
- KRAUSE, A. und TRAUTMANN, W.: Erläuterungen zur Karte der potentiellen natürlichen Vegetation des Solling. Schriftenreihe für Vegetationskunde, Heft 5, 121-133 (1970).
- KRAUSE, W.: Ruderalpflanzen. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band 4, Die mineralische Ernährung der Pflanze. Berlin 1958.
- KRETOWITSCH, W. L.: Grundzüge der Biochemie der Pflanzen. Jena 1965.
- KUBICEK, F. and BRECHTL, J.: Production and phenology of the herb layer in an oak-hornbeam forest. Biologia (Bratislava) 25, 651-666 (1970).
- KÜNTZEL, U.: Gerät zur kontinuierlich fraktionierten Extraktion von Kohlenhydraten aus Pflanzenmaterial. Landbauforsch. Völkenrode 19. Jg., Heft 2, 89-92 (1969).
- KÜNTZEL, U.: Methode der Kohlenhydrat- (KH) Bestimmung. Vielfältigstes Manuskript o. J.
- KÜPSCHNER, K.: Über die Stickstoffbestimmung nach J. Kjeldahl und ein einfaches Verfahren derselben. Festschrift

der Deutschen Technischen Hochschule in Brünn zur
Feier ihres 75-jährigen Bestandes, p. 253-263. Brünn
1924.

KÜRSCHNER, K.: The quantitative analysis of lignin. *Tappi* 41,
168A-173A (1958).

KÜRSCHNER, K.: Perspektiven der Ligninbestimmung in Hölzern.
Holzforschung 25, 65-73 (1971).

KUIPER, P. J. C.: Lipids in alfalfa leaves in relation to cold
hardiness. *Plant Physiol.* 45, 684-686 (1970).

KUIPER, P. J. C. and STUIVER, B.: Cyclopropane fatty acids in
relation to earliness in spring and drought tolerance
in plants. *Plant Physiol.* 49, 307-309 (1972).

KULL, U.: Über das Vorkommen und das physiologische Verhalten
der Sedoheptulose im Rahmen des Kohlenhydrathaushaltes
vegetativer Pflanzenteile. *Beitr. Biol. Pflanzen* 41,
231-300 (1965).

KULL, U.: Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den Kohlenhydrat-
gehalt einiger Crassulaceen. *Planta* 72, 344-347 (1967).

KULL, U.: Wirkungen von Phenylborsäure auf die Kohlenhydratspeicherung
in vegetativen Pflanzenteilen. *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP)* 161,
330-341 (1970).

KULL, U.: Wirkungen von Chlorcholinchlorid auf das Speicherverhalten
vegetativer Pflanzenteile. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 84,
299-308 (1971).

KULL, U.: Wirkungen von Wuchsstoffen auf Speicherung und Stoffwechsel
in vegetativen Pflanzenteilen (unter besonderer Berücksichtigung
des Kohlenhydrathaushaltes). *Bot. Studien* 19 (1972).

LÄHDESMÄKI, P.: The amount of γ -amino butyric acid and the
activity of glutamic decarboxylase in aging leaves.
Physiol. Plant. 21, 1322-1327 (1968).

LAUER, K.: A study of tropical woods. I. Chemical and fiber
characteristics of some tropical woods. *Tappi, Technical Section* 41,
334-335 (1958).

LEE, J. A. and WOOLHOUSE, H. W.: A comparative study of
bicarbonate inhibition of root growth in calcicole and
calcifuge grasses. *New Phytol.* 68, 1-11 (1969a).

- LEE, J. A. and WOOLHOUSE, H. W. : Root growth and dark fixation of carbon dioxide in calcicoles and calcifuges. *New Phytol.* 68, 247-255 (1969b).
- LEE, J. A. and WOOLHOUSE, H. W. : The relationship of compartmentation of organic acid metabolism to bicarbonate-ion sensitivity of root growth in calcicoles and calcifuges. *New Phytol.* 70, 103-111 (1971).
- LICHTENTHALER, H. K. : Plastoglobuli und Lipochinongehalt der Chloroplasten von *Cereus peruvianus* (L.) Mill. *Planta* 87, 304-310 (1969).
- LIEB, H. : Die quantitative mikrochemische Elementaranalyse. In: KLEIN, G. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenanalyse*, Band 1. Wien 1931.
- LIETH, H. : Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Vorträge und Diskussionsergebnisse des internationalen ökologischen Symposiums in Stuttgart-Hohenheim vom 4. -7. Mai 1960. Stuttgart 1962.
- LIETH, H. : Modelling the primary productivity of the world. *Indian Forester* 98, 327-331 (1972a).
- LIETH, H. : Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. *Angew. Bot.* 46, 1-37 (1972b).
- LINK, K. P. and SCHULZ, E. R. : Effects of the method of desiccation on the nitrogenous constituents of plant tissue. *J. Amer. Chem. Soc.* 46, 2044-2050 (1924).
- LITTLE, C. H. A. : Seasonal changes in carbohydrate and moisture content in needles of balsam fir (*Abies balsamea*). *Can. J. Bot.* 48, 2021-2028 (1970).
- LITTLE, E. C. S. (Ed.) : *Handbook of utilization of aquatic plants. A compilation of the world's publication.* FAO 1968.
- LÖHR, E. und HANSEN, H. C. : Physiologische Spannweite der Schattenpflanze *Oxalis acetosella*. *Planta* 60, 46-50 (1963).
- LÖTSCH, B. : Untersuchungen zum pflanzlichen Oxalsäure- und Mineralstoffwechsel. Eine Monographie. Wien 1969.
- LÖTSCH, B. : Sukkulenz und Kaliumspeicherung von Stickstoff-Mangelpflanzen. *Z. Pflanzenphysiol.* 64, 393-399 (1971).

- LOOMIS, W. D. and STUMPF, P. K. : The special role of individual amino acids in plant metabolism. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band 8, Der Stickstoffumsatz. Berlin 1958.
- LOVERN, J. A. : The phosphatides and glycolipids. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band 7, Stoffwechselphysiologie der Fette und fettähnlicher Stoffe. Berlin 1957.
- LYR, H. et al. : Gehölzphysiologie. Jena 1967.
- MALKOMESIUS, P. E. : Die Untersuchung von Futtermitteln. Chemische Untersuchung von Futtermitteln. In: HERRMANN (Hrsg.) Handbuch der landwirtschaftlichen Versuchs- und Untersuchungsmethodik (Methodenbuch), Dritter Band. Radebeul 1951.
- MARAIS, J. P. : The Weinmann method for the determination of total available carbohydrates in plant material containing starch. *Agroplantae* 1, 47-50 (1969).
- MARSCHNER, H. : Mineralstoffwechsel. Ökologische Probleme. Fortschritte der Botanik 33, 85-94 (1971).
- MARTIN, C. and THIMANN, K. V. : The role of protein synthesis in the senescence of leaves. I. The formation of protease. *Plant Physiol.* 49, 64-71 (1972).
- MARTIN, P. : Reduktion von $^{15}\text{NO}_3^-$ -Stickstoff und Einbau in das Eiweiß in verschiedenen alten Blättern von Buschbohnenpflanzen. *Z. Pflanzenernährung u. Bodenkde.* 128, 143-153 (1971).
- MASON, A. C. : The cleaning of leaves prior to analysis. Annual Report. East Malling Research Station Maidstone. *Konf.* 40, 104-107 (1953).
- MATTHIAS, W. : Serienuntersuchungen mit Hilfe einer neuen Form der Streifen-Papierchromatographie. *Naturwiss.* 41, 17-18 (1954a).
- MATTHIAS, W. : Über ein papierchromatographisches Verfahren für Serienuntersuchungen in der Pflanzenzüchtung. *Züchter* 24, 313-316 (1954b).
- MATTHIAS, W. : Über eine einfache Methode für papierchromatographische Untersuchungen (Keilstreifenverfahren). *Naturwiss.* 43, 351-352 (1956).

- McCREADY, R. M. and GEE, M.: Determination of pectic substances by paper chromatography. *J. Agric. Ed. Chem.* 8, 510-513 (1960).
- McKEE, H. S.: Nitrogen metabolism in leaves. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 8, *Der Stickstoffumsatz*. Berlin 1958a.
- McKEE, H. S.: Protein metabolism of vegetative storage organs. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 8, *Der Stickstoffumsatz*. Berlin 1958b.
- McKELL, C. M. et al.: Carbohydrate accumulation of Coastal bermudagrass and Kentucky bluegrass in relation to temperature regimes. *Crop Sci.* 9, 534-537 (1969).
- MEARA, M. L.: Fats and other lipids. In: PAECH, K. und TRACEY, M. V. (Hrsg.) *Moderne Methoden der Pflanzenanalyse*, 2. Band. Berlin 1955.
- MEARA, M. L.: The fats of higher plants. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 7, *Stoffwechselphysiologie der Fette und fettähnlicher Stoffe*. Berlin 1957.
- MEISEL, K.: Ackerunkrautgesellschaften im Hoch-Solling. *Schriftenreihe für Vegetationskunde*, Heft 5, 115-119 (1970).
- METZNER, H.: *Biochemie der Pflanzen*. Stuttgart 1973.
- MEYER, M. M. and SPLITTSTOESSER, W. E.: The utilization of carbohydrate and nitrogen reserves in the spring growth of lilac. *Physiol. Plant.* 22, 870-879 (1969).
- MILBAUER, J.: Über die Modifikationen der Kjeldahl-Methode. *Z. analyt. Chem.* 111, 397-407 (1937/38).
- MILNER, C. and HUGHES, R. E.: Methods for the measurement of the primary production of grassland. *IBP Handbook No. 6*. Oxford 1968.
- MORAVCOVA-HUSOVA, M.: Beitrag zur Ökologie der Laubwälder im südlichen Teil des mittelböhmischen Granit-Hügellandes. *Preslia* 36, 55-63 (1964).
- MORGAN, J. V. and TUKEY, H. B., Jr.: Characterization of leachate from plant foliage. *Plant Physiol.* 39, 590-593 (1964).

- MOTHES, K. : Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. 3. Beitrag (Unter besonderer Berücksichtigung des Blattalters und des Wasserhaushaltes). *Planta* 12, 686-731 (1931).
- MOTHES, K. : Einführung und Übersicht. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 8, Der Stickstoffumsatz. Berlin 1958.
- MÜLLER, K. : Über die quantitative Zucker- und Stärkebestimmung in Pflanzen. *Landwirtschaftl. Forsch.* 16, 18-28 (1963).
- MÜLLER, W. und FIEDLER, H. -J. : Zur Bestimmung des Gesamtstickstoffs in Boden- und Pflanzenmaterial nach der Kjeldahl-Methode. *Arch. Forstwes.* 18, 945-956 (1969).
- MÜNTZ, K. : *Stoffwechsel der Pflanzen*. Berlin 1966.
- MYHRE, D. V. and SMITH, F. : Constitution of the hemicellulose of alfalfa (*Medicago sativa*). Hydrolysis of hemicellulose and identification of neutral and acidic components. *J. Agric. Fd. Chem.* 8, 359-364 (1960).
- NEGI, J. S. et al. : Structure of the main hemicellulose of bamboo (*Dendrocalamus strictus*). *Indian J. Chem.* 8, 44-47 (1970).
- NEUMÜLLER, G. : Pentosans and hexosans (excluding cellulose). In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 6, Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate. Berlin 1958.
- NEWBOULD, P. J. : Methods for estimating the primary production of forests. *IBP Handbook No. 2*. Oxford 1967.
- NIERHAUS, D. und KINZEL, H. : Vergleichende Untersuchungen über die organischen Säuren in Blättern höherer Pflanzen. *Z. Pflanzenphysiol.* 64, 107-123 (1971).
- NORD, F. F. and DE STEVENS, G. : Lignins and lignification. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 10, Der Stoffwechsel sekundärer Pflanzenstoffe. Berlin 1958.
- NOWAKOWSKI, T. Z. : Effects of nitrogen fertilizers on total nitrogen, soluble nitrogen and soluble carbohydrate contents of grass. *J. Agric. Sci.* 59, 387-392 (1962).

- O'DWYER, M. H. : The hemicelluloses of the wood of English oak. I. The effect of the drying of wood on the yield and composition of hemicellulose A. *Biochem. J.* 25, 2017-2022 (1931).
- OESCH, F. : Die niedermolekularen Kohlenhydrate und Polyole im Cambialsaft der Buche (*Fagus silvatica* L.) und einiger anderer Laubbäume. *Planta* 86, 360-380 (1969).
- OHTSUKI, T. : Studies on reserve carbohydrates of four *Amorphophallus* species, with special reference to mannan. *Bot. Mag. (Tokyo)* 81, 119-126 (1967).
- OJIMA, K. and ISAWA, T. : The variation of carbohydrates in various species of grasses and legumes. *Can. J. Bot.* 46, 1507-1511 (1968).
- OJIMA, K. and ISAWA, T. : Physiological studies on carbohydrates of forage plants. 3. Quantitative and qualitative variation of fructosan in leaf sheath of orchardgrass during autumn. *J. Japan. Grassl. Sci.* 16, 112-118 (1970).
- OKAJIMA, H. and SMITH, D. : Available carbohydrate fractions in the stem bases and seed of timothy, smooth brome-grass, and several other northern grasses. *Crop Sci.* 4, 317-320 (1964).
- OLOFINBOBA, M. O. : Seasonal variations in the carbohydrates in xylem of *Antiaris africana*. *Ann. Bot. (Lond.) N. S.* 33, 339-349 (1969).
- OLSEN, C. : The mineral, nitrogen and sugar content of beech leaves and beech leaf sap at various times. *Compt.-rend. Lab. Carlsberg, Sér. chim.* 26, 197-230 (1947-49).
- OVODOV, Y. S. et al. : The pectic substances of *Zosteraceae*. Part IV. Pectinase digestion of Zosterine. *Carbohydrate Res.* 18, 311-318 (1971).
- PANG WAY, C. and RICHARDS, G. N. : Polysaccharides of tropical pasture herbage. III. The distribution of the major polysaccharide components of Townsville lucerne (*Stylosanthes humilis*) during growth. *Aust. J. Chem.* 24, 1041-1048 (1971).
- PAPE, G. et al. : Zur quantitativen Bestimmung der Reservekohlenhydrate in Pflanzenmaterial. *Z. Acker- u. Pfl.bau* 130, 16-32 (1969).

- PAULI, A. W.: The role of γ -aminobutyric acid in cold hardiness of winter wheat. Transactions Kansas Acad. Sci. 66, 255-259 (1963).
- PAULI, A. W. and MITCHELL, H. L.: Changes in certain nitrogenous constituents of winter wheat as related to cold hardiness. Plant Physiol. 35, 539-542 (1960).
- PAULI, A. W. and ZECH, A. C.: Cold hardiness and amino acid content of water-soluble proteins in crowns of winter wheat (*Triticum aestivum*). Crop Sci. 4, 204-206 (1964).
- PAVLOV, M. B.: Bioelement-Inventur von Buchen- und Fichtenbeständen im Solling. Diss. Göttingen 1972.
- PHILLIPS, T. G. et al.: Stepwise hydrolysis of grass holocellulose. J. Agric. Fd. Chem. 8, 153-155 (1960).
- PIPER, C. S.: Soil and plant analysis. New York 1950.
- PIRIE, N. W.: Proteins. In: PAECH, K. und TRACEY, M. V. (Hrsg.) Moderne Methoden der Pflanzenanalyse, Band 4. Berlin 1955.
- POLISH NATIONAL COMMITTEE for IBP: Progress report 1967-1968 of Polish National Committee for International Biological Programme. Warszawa 1969.
- POLLER, S. und HOFFMANN, K.: Zur chemischen Zusammensetzung von Buchenholz auf verschiedenen Standorten. Arch. Forstwes. 16, 1065-1072 (1967).
- PROTSENKO, D. F. et al.: Drought resistance of winter wheats in relation to their amino acid content. Soviet Plant Physiol. 15, 567-573 (1968). (Translation of Fiziologiya Rastenii)
- RADUNZ, A.: Untersuchungen über die Fettsäuren in Blättern und Chloroplasten von *Antirrhinum majus*. Diss. Köln 1964.
- RADUNZ, A.: Chlorophyll- und Lipidgehalt der Blätter und Chloroplasten von *Antirrhinum majus* in Abhängigkeit von der Entwicklung. Z. Pflanzenphysiol. 54, 395-406 (1966).
- RADUNZ, A.: Über die Lipide der Pteridophyten, II. Die Fettsäuren einiger Lipide aus Blättern von *Dryopteris filix-mas*. Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem. 349, 303-309 (1968).

- RAJCHEL, R.: Net primary productivity of the herb layer in two forest associations of the Ojców National Park (Southern Poland). *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 11, 121-150 (1965).
- RANBY, B. G.: Cellulosen und ähnliche Wandsubstanzen von Kohlenhydratnatur, z.B. Hemicellulosen (Struktur, Eigenschaften und Verbreitung). In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 6, Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate. Berlin 1958.
- REICHLE, D. E. (Ed.): Analysis of temperate forest ecosystems. *Ecological Studies*, Volume 1. Berlin 1970.
- REICHSAMT FÜR WETTERDIENST (Bearb.): *Klimakunde des Deutschen Reiches*, Band II, Tabellen. Berlin 1939.
- REID, J. S. G. and WILKIE, K. C. B.: Polysaccharides of the oat plant in relationship to plant growth. *Phytochem.* 8, 2045-2051 (1969a).
- REID, J. S. G. and WILKIE, K. C. B.: An acidic galactoarabinoxylan and other pure hemicelluloses in oat leaf. *Phytochem.* 8, 2053-2058 (1969b).
- REID, J. S. G. and WILKIE, K. C. B.: Total hemicelluloses from oat plants at different stages of growth. *Phytochem.* 8, 2059-2065 (1969c).
- REINBOTHE, H.: Vergleichende Physiologie löslicher Stickstoffspeicherstoffe. *Ergebnisse der Biol.* 25, 33-78 (1962).
- REINERS, W. A. and REINERS, N. M.: Energy and nutrient dynamics of forest floors in three Minnesota forests. *J. Ecol.* 58, 497-519 (1970).
- RESMERITA, I.: Dinamica masei vegetale si a componentelor chimice in as. *Arrhenatheretum eleatioris*. *Studii si cercetari de Biologie, Seria Botanica*, 23, 57-63 (1971).
- REUTHER, G.: Die Dynamik des Kohlenhydratmetabolismus als Kriterium der Frostresistenz von Obstgehölzen in Abhängigkeit von der Winterruhe. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 84, 571-583 (1971).
- RISSER, P. G. and COTTAM, G.: Carbohydrate cycles in the bulbs of some spring ephemerals. *Bull. Torrey Bot. Club* 95, 359-369 (1968).

- RODIN, L. E. and BAZILEVICH, N. I.: Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Edinburgh 1967.
- RÖHRIG, E.: Über die gegenseitige Beeinflussung der höheren Pflanzen. Sammelreferat aus der Sicht des Waldbaus. Forstarchiv 35, 25-39 (1964).
- ROELOFSEN, P. A.: The plant cell-wall. In: ZIMMERMANN, W. und OZENDA, P. G. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenanatomie. Band III, Teil 4, Abteilung Cytologie. Berlin-Nikolassee 1959.
- ROSCHACH, H.: Über eine verbesserte Methodik zur Ermittlung der Stickstoffbilanz junger Haferpflanzen. Z. Pflanzenern., Düngung, Bodenkunde 77, 37-52 (1957).
- ROTSCH, E.: Untersuchungen über die Phosphatide aus grünen Blättern. Diss. Köln 1965.
- RUNGE, M.: Untersuchungen über die Mineralstickstoff-Nachlieferung an nordwestdeutschen Waldstandorten. Flora 155, 353-386 (1965).
- RUNGE, M.: Investigations of the content and the production of mineral nitrogen in soils. In: ELLENBERG, H. (Ed.) Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling Project. Berlin 1971.
- SALO, M. -L.: Determination of carbohydrate fractions in animal foods and faeces. Acta Agraria Fennica 105, 1-102 (1965a).
- SALO, M. -L.: On the content of cell-wall constituents in various plant materials. J. Sci. Agric. Soc. Finland 37, 127-134 (1965b).
- SALO, M. -L.: The composition of pasture grasses at the University Farm Viik. J. Sci. Agric. Soc. Finland 37, 135-147 (1965c).
- SALO, M. -L. and KOTILAINEN, K.: On the carbohydrate composition and nutritive value of some cereals. J. Sci. Agric. Soc. Finland 42, 21-29 (1970).
- SALO, M. -L. and SALMI, M.: Determination of starch by the amyloglucosidase method. J. Sci. Agric. Soc. Finl. 40, 38-45 (1968).

- SANDO, C. E. : Lipides and their estimation in vegetable tissues. *Plant Physiol.* 3, 155-184 (1928).
- SATTLER, H. : Beiträge zur Kenntnis des N-Stoffwechsels wintergrüner Pflanzen. *Planta* 9, 315-333 (1930).
- SCALES, F. M. and HARRISON, A. P. : Boric acid modification of the Kjeldahl method for crop and soil analysis. *J. Ind. Eng. Chem.* 12, 350-352 (1920).
- SCHEFFER, F. , et al. : Zur Methodik der papierchromatographischen Bestimmung von Mono- und Oligosacchariden in grünen Pflanzen und Früchten. *Z. analyt. Chem.* 165, 321-337 (1959).
- SCHEFFER, F. und SCHACHTSCHABEL, P. : Lehrbuch der Bodenkunde. Stuttgart 1970.
- SCHLENKER, G. : Kulturversuche mit Waldbodenpflanzen bei abgestufter Azidität und variiertem Stickstoff-Form. *Oecol. Plant.* 3, 7-27 (1968).
- SCHMALFUSS, K. und SCHULZE, W. : Über Nährstoffverlagerungen in Holzgewächsen. *Flora* 150, 353-371 (1961).
- SCHMEIL-FITSCHEN: Flora von Deutschland und seinen angrenzenden Gebieten. Heidelberg 1968.
- SCHMIDT, R. E. and BLASER, R. E. : Effect of temperature, light, and nitrogen on growth and metabolism of "Cohansey" bentgrass (*Agrostis palustris* Huds.). *Crop Sci.* 7, 447-451 (1967).
- SCHÖNHAR, S. : Die Bodenvegetation als Standortswieser. Ein Beitrag zur forstlichen Vegetationskunde Südwestdeutschlands. *Allg. Forst- und Jagdzeitung* 125, 259-266 (1953/54).
- SCHÖNHAR, S. : Untersuchungen über das mengenmäßige Auftreten von Nitrat- und Ammoniakstickstoff in Böden verschiedener Waldstandorte. *Forstwissenschaftl. Centralbl.* 74, 129-145 (1955).
- SCHÖNNAMSGRUBER, H. : Mineralstoffuntersuchungen an Waldgesellschaften Baden-Württembergs. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 72, 220-229 (1959).
- SCHRADER, E. : Die Landschaften Niedersachsens. Bau, Bild und Deutung der Landschaft. Ein topographischer Atlas. Hannover 1957.

- SCHULZE, E.-D.: Die Wirkung von Licht und Temperatur auf den CO_2 -Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. *Oecologia ~~Plantarum~~* 9, 235-258 (1972).
- SCHUMACHER, W.: Die Fernleitung der Stoffe im Pflanzenkörper. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 13, Der Stofftransport in der Pflanze. Berlin 1967.
- SEBALD, O.: Über Wachstum und Mineralstoffgehalt von Waldpflanzen in Wasser- und Sandkulturen bei abgestufter Azidität. Diss. Tübingen 1955.
- SELLMAIR, J. und KANDLER, O.: Zur Physiologie von Hamamelose und Hamamelit in *Primula clusiana* Tausch. *Z. Pflanzenphysiol.* 63, 65-83 (1970).
- SENSER, M. und KANDLER, O.: Anreicherung löslicher Kohlenhydrate in Gymnospermen während des Winters. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 82, 59 (1969).
- SERIO, F. und FIANDACA, S.: Der nach der Methode von Kjeldahl nicht bestimmbare Stickstoff. *Biochem. Z.* 250, 408-413 (1932).
- SEYBOLD, S.: Zum jahres- und tagesperiodischen Verhalten von Zuckeralkoholen in vegetativen Pflanzenteilen. *Flora, Abt. A*, 160, 561-575 (1969).
- SHAFIZADEH, F. and BUKWA, W.: Cell-wall polysaccharides of sagebrush. *Phytochem.* 9, 871-874 (1970).
- SHAFIZADEH, F. and WOLFROM, M. L.: Structure, properties and occurrence of the oligosaccharides. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 6, Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate. Berlin 1958.
- SHEARD, R. W.: Measurement of seasonal variation of fructan in the haplocorm of timothy (*Phleum pratense* L.) J. *Sci. Fd. Agric.* 18, 339-342 (1967).
- SICCAMA, T. G. et al.: The Hubbard Brook ecosystem study: Productivity, nutrients, and phytosociology of the herbaceous layer. *Ecol. Monographs* 40, 389-402 (1970).

- SIMINOVITCH, D. et al. : Studies on the chemistry of the living bark of the black locust in relation to its frost hardiness. V. Seasonal transformations and variations in the carbohydrates: starch-sucrose interconversions. *Plant Physiol.* 28, 383-400 (1953).
- SIMOLA, L. K. : Comparative studies on the sugar pools of three *Lathyrus* species. *Acta Bot. Fenn.* 85, 1-17 (1969).
- SMITH, D. : Carbohydrates in grasses. IV. Influence of temperature on the sugar and fructosan composition of timothy plant parts at anthesis. *Crop Sci.* 8, 331-334 (1968).
- SMITH, D. : Removing and analyzing total nonstructural carbohydrates from plant tissue. Contribution from the Res. Div., Coll. of Agric. and Life Sciences, Madison, Wisconsin, Research Report 41, 1969.
- SMITH, D. and GROTELUESCHEN, R. D. : Carbohydrates in grasses. I. Sugar and fructosan composition of the stem bases of several northern-adapted grasses at seed maturity. *Crop Sci.* 6, 263-266 (1966).
- SMITH, L. V. and ZAVARIN, E. : Free mono- and oligosaccharides of some California conifers. *Tappi, Technical Association* 43, 218-221 (1960).
- SMITH, P. F. : Mineral analysis of plant tissues. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13, 81-108 (1962).
- SOUTHGATE, D. A. T. : Determination of carbohydrates in foods. I. Available carbohydrate. *J. Sci. Fd. Agric.* 20, 326-330 (1969a).
- SOUTHGATE, D. A. T. : Determination of carbohydrates in foods. II. Unavailable carbohydrates. *J. Sci. Fd. Agric.* 20, 331-336 (1969b).
- SPECHT-JÜRGENSEN, I. : Untersuchungen über Stickstoffverbindungen und Chlorophyll während des Vergilbens der Laubblätter von *Ginkgo biloba*. I. Am Baum alternde Blätter. *Flora, Abt. A*, 157, 426-453 (1967).
- SPEIDEL, B. : Grünlandgesellschaften im Hoch-Solling. *Schriftenreihe für Vegetationskunde, Heft 5*, 99-114 (1970).

- SPEIDEL, B. und WEISS, A. : Zur ober- und unterirdischen Stoffproduktion einer Goldhaferwiese bei verschiedener Düngung. *Angew. Bot.* 46, 75-93 (1972).
- SPENCER, P. W. and TITUS, J. S. : Biochemical and enzymatic changes in apple leaf tissue during autumnal senescence. *Plant Physiol.* 49, 746-750 (1972).
- STENLID, G. : Salt losses and redistribution of salts in higher plants. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 4, Die mineralische Ernährung der Pflanze. Berlin 1958.
- STERNKOPF, G. : Untersuchungen über die chemisch-analytische Auftrennung der stickstoff-freien Extraktstoffe (NFE) in grünem Pflanzenmaterial. 1. Mitteilung: Versuche zum Aufbau eines Trennungsschemas. *Arch. Tierernährung* 12, 209-228 (1962).
- STEUBING, L. : *Pflanzenökologisches Praktikum*. Berlin 1965.
- STEWART, F. C. : Effects of environment on metabolic patterns. in: EVANS, L. T. (Ed.) *Environmental control of plant growth*. New York 1963.
- STEWART, F. C. : *Pflanzenleben. Eine Einführung in die Physiologie und Biochemie der Pflanzen*. Mannheim 1969.
- STOCKER, O. : Die Dürre-resistenz. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 3, Pflanze und Wasser. Berlin 1956.
- STÖCKER, G. : Konzentration löslichen NH_3 -N in organischen Horizonten naturnaher Berg-Fichtenwälder. *Flora*, Abt. B, 158, 41-59 (1968).
- STRASBURGER, E. et al. : *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Stuttgart 1971.
- STREET, H. E. and SHEAT, D. E. G. : The absorption and availability of nitrate and ammonia. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band 8, Der Stickstoffumsatz. Berlin 1958.
- SUZUKI, M. : Fructosan in the timothy haplocorm. *Can. J. Bot.* 46, 1201-1206 (1968).
- SWANSON, E. C. (Ed.) : *Cereal laboratory methods with reference tables*. St. Paul 1957.

- SWART, N.: Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Jena 1914.
- TÄUFEL, K. Elementaranalyse. In: BÖMER, A. et al. (Hrsg.)
Handbuch der Lebensmittelchemie, Band 2, Teil 2.
Berlin 1935.
- TAKAOKI, T.: Relationship between drought tolerance and aging
in higher plants. II. Some enzyme activities. Bot.
Magazine (Tokyo) 81, 297-309 (1968).
- TANSLEY, A. G.: The use and abuse of vegetational concepts and
terms. Ecology 16, 284-307 (1935).
- TAVANT, H.: Modifications chimiques accompagnant la sénescence
des végétaux supérieurs. Ann. Sci. Univ. Besancon
Sér. Bot. 4, 37-43 (1967).
- TAYLOR, A. O. et al.: Plants under climatic stress. III. Low
temperature, high light effects on photosynthetic
products. Plant Physiol. 49, 798-802 (1972).
- TEVINI, M.: Der Einfluß von Phosphat-Mangel-Ernährung auf die
Synthese der Phospho- und Glykolipide bei Impatiens.
Z. Pflanzenphysiol. 66, 64-72 (1971a).
- TEVINI, M.: Der Einfluß von Phosphat- und Nitratmangel auf die
Synthese der Phospho- und Glykolipide bei Impatiens
balsamina. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84, 595-606
(1971b).
- TEVINI, M.: Der Einfluß von Stickstoffmangel auf die Lipidausstat-
tung von Impatiens. Z. Pflanzenphysiol. 66, 459-467
(1972).
- TIMELL, T. E.: Wood hemicelluloses: Part I. Advances Carbo-
hydrate Chem. 19, 247-302 (1964).
- TIMELL, T. E.: Wood hemicelluloses: Part II. Advances Carbo-
hydrate Chem. 20, 409-483 (1965).
- TITZE, L.: Die Entwicklung des Rohfett-, Rohfaser-, Kohlenhy-
drat- und Mineralstoffgehaltes sowie der Phosphor-
Fraktionen im Verlaufe einer Vegetationsperiode von
Sommerweizen. Diss. Gießen 1969.
- TREIBER, E. (Hrsg.): Die Chemie der Pflanzenzellwand. Berlin
1957.

- TRUNOVA, T. I.: Sugar accumulation in chloroplasts of winter wheat plants during frost hardening. *Soviet Plant Physiol.* 17, 751-754 (1970). (Translation of *Fiziologiya Rastenii*)
- TUKEY, H. B., Jr.: The leaching of substances from plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21, 305-324 (1970).
- TUKEY, H. B., Jr. and MECKLENBURG, R. A.: Leaching of metabolites from foliage and subsequent reabsorption and redistribution of the leachate in plants. *Amer. J. Bot.* 51, 737-742 (1964).
- ULONSKA, E. et al.: Kjeldahl- und Prometeruntersuchungen über die Entwicklung des Eiweißgehaltes bei der Gerste während der Ausreifung im Feldbestand und nach dem Drusch sowie Nutzenwendungen für die Vermarktung. *Bayer. Landwirtschaftl. Jb.* 42, 410-424 (1965).
- ULRICH, B. et al.: Soil chemical differences between beech and spruce sites - an example of the methods used. In: ELLENBERG, H. (Ed.) *Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling Project.* Berlin 1971.
- VICKERY, H. B.: The early years of the Kjeldahl method to determine nitrogen. *Yale J. Biol. Med.* 18, 473-516 (1945/46).
- WALTER, H.: *Einführung in die Phytologie, Band 3, Grundlagen der Pflanzenverbreitung, I. Teil: Standortslehre.* Stuttgart 1960.
- WANNER, H.: Die Speicherung von Kohlenhydraten im Blatt. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band 6, Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate.* Berlin 1958a.
- WANNER, H.: Speicherung von Kohlenhydraten in anderen vegetativen Organen. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) *Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band 6, Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate.* Berlin 1958b.
- WARDLAW, I. F.: The control and pattern of movement of carbohydrates in plants. *Bot. Rev.* 34, 79-105 (1968).
- WEBB, K. L. and BURLEY, J. W. A.: Stachyose translocation in plants. *Plant Physiol.* 39, 973-977 (1964).

- WEBER, H.: Morphologisch-anatomische Grundlagen der Speicherung. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band 6, Aufbau, Speicherung, Mobilisierung und Umbildung der Kohlenhydrate. Berlin 1958.
- WELANDER, M.: Effects of climate and age on the protein metabolism. Vervielfältigtes Manuskript eines Vortrages gehalten anlässlich des IBP Leaf Protein Symposiums, Lund. 1970.
- WIENINGER, F. M.: Nachtrag zur Schnellstickstoffbestimmungsmethode mit Selen als Beschleuniger. Wschr. f. Brauerei 53. Jg., Nr. 32, 251-252 (1936).
- WILLIAMS, R. F.: Redistribution of mineral elements during development. Ann. Rev. Plant Physiol. 6, 25-42 (1955).
- WINKLER, L. W.: Beitrag zur titrimetrischen Bestimmung des Ammoniaks. Z. Angew. Chem. 26, 231-232 (1913).
- WINKLER, L. W.: Über die Bestimmung des Ammoniaks mit der Borsäuremethode. Z. Angew. Chem. 27, 630-632 (1914).
- WINTERSTEIN, A.: Allgemeines über "Lipoide". In: KLEIN, G. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenanalyse, 2. Band, Spezielle Analyse, 1. Teil, Anorganische Stoffe, Organische Stoffe, I. Wien 1932.
- WOOLHOUSE, H. W.: Comparative physiological studies on *Deschampsia flexuosa*, *Holcus mollis*, *Arrhenatherum elatius* and *Koeleria gracilis* in relation to growth on calcareous soils. I. Growth and root respiration. New Phytol. 65, 22-31 (1966a).
- WOOLHOUSE, H. W.: The effect of bicarbonate on the uptake of iron in four related grasses. New Phytol. 65, 372-375 (1966b).
- YEMM, E. W.: The plant proteins and peptides and their localization in cells and tissues. In: RUHLAND, W. (Hrsg.) Handbuch der Pflanzenphysiologie, Band 8, Der Stickstoffumsatz. Berlin 1958.
- ZARZYCKI, K.: Eksperymentalne badania zdolności konkurencyjnej roślin leśnych. (Experimental investigation of competition between forest herbs.) Acta Soc. Bot. Pol. 37, 393-411 (1968).

- ZECH, A. C. and PAULI, A. W. : Changes in total free amino nitrogen, free amino acids and amides of winter wheat crowns during cold hardening and dehardening. Crop Sci. 2, 421-423 (1962).
- ZEMLYYANUKHIN, A. A. et al. : Change of sugar, organic acid, and amino acid content in plant material as a function of the method of fixation. Soviet Plant Physiol. 17, 715-718 (1970). (Translation of Fiziologiya Rastenii)
- ZIEGLER, H. : Experimentelle Ökologie der Pflanzen. Umschau 72, Heft 2, 48-49 (1972).

L e b e n s l a u f

Am 19. Mai 1945 wurde ich, Wilfried Bennert, als Sohn des Passiermeisters Wilhelm Bennert und seiner Ehefrau Auguste Bennert, geborene Heim, in Leichlingen geboren.

Von 1951 bis 1955 besuchte ich die Volksschule in Leichlingen, im Anschluß daran den naturwissenschaftlichen Zweig des Landrat-Lucas-Gymnasiums in Opladen, an dem ich im Februar 1964 die Reifeprüfung ablegte.

Im Sommersemester 1964 begann ich an der Universität zu Köln das Biologiestudium, das ich im Sommersemester 1968 an der Technischen Universität Berlin und vom Wintersemester 1968/69 bis zum Wintersemester 1969/70 an der Freien Universität Berlin fortsetzte. Die Diplomvorprüfung legte ich an der Freien Universität Berlin im Februar 1969, die Diplomhauptprüfung in Biologie im April 1970 ab.

Unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. R. Bornkamm begann ich im Sommer 1970 am Institut für Angewandte Botanik der TU meine Untersuchungen zur vorliegenden Dissertation. Seit August 1970 bin ich als wissenschaftlicher Assistent an diesem Institut tätig.

Im Juli 1970 heiratete ich die Realschullehrerin Carmen Heinrich.

Herrn Prof. Dr. R. Bornkamm danke ich für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, für die Unterstützung bei ihrer Durchführung und die stete Förderung.

Herrn Prof. Dr. H. Sukopp schulde ich Dank für wertvolle Hinweise bei der Abfassung des Manuskriptes.

Bei der Entnahme der Pflanzenproben und ihrer Aufbereitung sowie bei einer Reihe von analytischen Untersuchungen hat Frl. U. Hennig mitgewirkt. Von Frl. E.-K. Heideklang wurden die Originalzeichnungen angefertigt, die den beigegeführten Abbildungen zugrunde liegen. Beiden Damen danke ich herzlich für ihre Hilfe.

Herrn Diplomlandwirt U. Küntzel (Institut für Grünlandwirtschaft, Futterbau und Futterkonservierung der Forschungsanstalt für Landwirtschaft, Braunschweig-Völkenrode) danke ich für wertvolle theoretische und praktische Hinweise bei der Analyse von Kohlenhydraten, Herrn Prof. Dr. H.-W. Döring (Institut für Pflanzenernährung der TU Berlin) für die Möglichkeit, Kohlenhydrat-Vergleichsanalysen mit enzymatischen Methoden durchführen zu können.

Die vorliegende Untersuchung ist aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt worden.

